Fig.3.

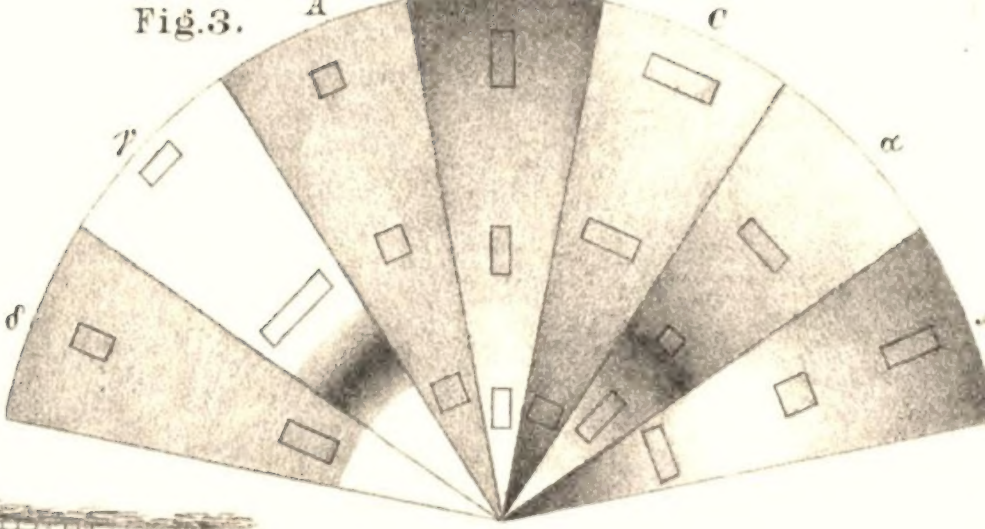


Fig.4.

Fig.5.

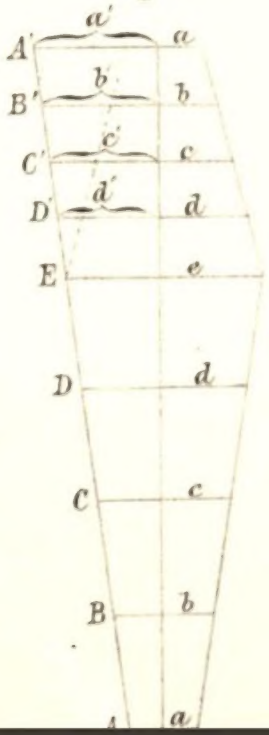
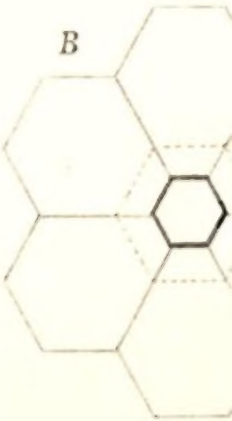
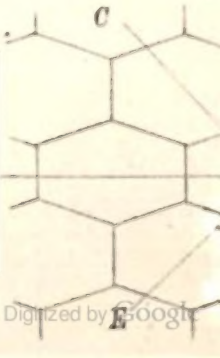


Fig.6.



Fig



Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg

Julius Sachs, Botanisches Institut in Würzberg

Digitized by Google

3 2044 106 418 908

S1217a
v. 2

W. G. FARLOW.

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 106 418 908

S1217a
v. 2

W. G. FARLOW.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ARBEITEN

DES

BOTANISCHEN INSTITUTS

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. JULIUS SACHS.

ZWEITER BAND.

ENTHALTEND ABHANDLUNGEN AUS DEN JAHREN 1878 BIS 1882.

MIT 31 HOLZSCHNITTEN UND 13 TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1882.

Digitized by Google

Inhaltsverzeichniss.

1. Heft 1878.

Seite

I. **Kunkel, Dr. A.,** Ueber elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen 1

II. **Detlefsen, Dr. Emil,** Ueber Dickenwachsthum cylindrischer Organe. Mit Tafel I und II 18

III. **Sachs, J.,** Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Mit Tafel III und IV 46

IV. **Moll, Dr. J. W.,** Ueber die Herkunft des Kohlenstoffs der Pflanzen . . . 105

V. **Vines, Sydney H.,** The Influence of Light upon the Growth of Leaves . . 114

VI. —— The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs . . 133

VII. **Sachs, J.,** Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen. 148

2. Heft 1879.

VIII. **Sachs, J.,** Ueber Zellenanordnung und Wachsthum. Mit Tafel V 185

IX. —— Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens 209

X. —— Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Hierzu Tafel VI 226

XI. **Goebel, K.,** Ueber das Wachsthum von Metzgeria furcata und Aneura. Mit Tafel VII 285

XII. **Sachs, J.,** Ueber die Porosität des Holzes 291

XIII. **Kunkel, A.,** Ueber einige Eigenthümlichkeiten des elektrischen Leitungsvermögens lebender Pflanzentheile 333

XIV. **Weber, Carl,** Ueber specifische Assimilationsenergie 346

3. Heft 1880.

XV. **Goebel, K.,** Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Mit Tafel VIII—XII und 1 Holzschnitt 353

XVI. —— Zur Embryologie der Archegoniaten. Mit 2 Holzschnitten. 437

Digitized by Google

Seite

XVII. **Sachs, J.**, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Mit 2 Holzschnitten . 452

XVIII. **Elfving, Fredr.** (Helsingfors), Ueber einige horizontal wachsende Rhizome 489

XIX. —— Ueber eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin 495

XX. **Wortmann, Julius**, Ueber die Beziehungen der intramolecularen zur normalen Athmung der Pflanzen. 500

XXI. **Darwin, Francis**, Ueber das Wachsthum negativ heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. Mit 5 Holzschnitten 521

XXII. **Goebel, K.**, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantieen 529

4. Heft 1882.

XXIII. **Hansen, Dr. A.**, Geschichte der Assimilation und Chlorophyllfunction . 537

XXIV. **Detlefsen, Dr. Emil**, Ueber die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen 627

XXV. **Scott, D. H.**, Zur Entwickelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren 648

XXVI. **Zimmermann, A.**, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus 665

XXVII. **Detlefsen, Dr. E.**, Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Achsen und Wurzeln. Mit Tafel XIII 670

XXVIII. **Sachs, J.**, Stoff und Form der Pflanzenorgane. II. Mit 2 Holzschnitten 689

XXIX. —— Notiz über Schlingpflanzen 719

Digitized by Google

I.

Ueber elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen.

Von

Dr. A. Kunkel,

Privatdocent der Physiologie.

Die Beobachter, die bis vor kurzer Zeit sich damit beschäftigten, elektromotorische Wirkungen an Pflanzentheilen als eine Lebenseigenschaft derselben zu constatiren, verfuhren dabei meist so, dass sie Verletzungen an der Pflanze anbrachten und an die verletzten Stellen die stromableitenden Vorrichtungen anlegten. Von verschiedenen Punkten der unverletzten Oberfläche waren bestimmte regelmässige Ströme nicht zu erhalten, weil die unverletzte Epidermis einen zu grossen Widerstand in den Stromkreis einführe.

Diesen Versuchen gegenüber war es vor Allem ein experimenteller Fortschritt, als Burdon Sanderson von verschiedenen Punkten der unverletzten Oberfläche beim Blatte von Dionaea muscipula bestimmte Ströme erhielt. B. Sanderson machte gleichzeitig die interessante Thatsache bekannt, dass dieser Strom des ruhenden Blattes eine Schwankung erleidet im Momente, wo das Blatt sich contrahirt, seine Hälften zusammenklappt. H. Munk hat darauf in einer ausführlichen Monographie[1]) diesen Eigenstrom der Dionaea und seine Veränderungen bei Reizung des Blattes genauer untersucht. B. Sanderson wandte das Thomson'sche Elektrometer bei seinen Versuchen an; H. Munk gebrauchte eine Wiedemann'sche Boussole.

Ich benutzte anfänglich zu meinen Versuchen ein Spiegel-Galvanometer nach Meissner-Meierstein, ging aber bald auf verschiedenseitige Empfehlung hin zum Capillar-Elektrometer von Lippmann über. Dasselbe leistete durchaus das, was ich von ihm verlangte[2]). Das Instrument ist wahrscheinlich

1) Archiv von du Bois und Reichert: 1876, Heft 1 und 2. Siehe dort auch die Citate von B. Sanderson's Veröffentlichungen.

2) Das Instrument besteht aus einer etwa 1 Meter hohen Glasröhre, die mit Quecksilber gefüllt und unten in eine sehr feine Capillare ausgezogen ist. Die capilläre Depression hält der darüber stehenden Quecksilbersäule das Gleichgewicht. Die Capillare taucht in ein mit verdünnter Schwefelsäure gefülltes Glasgefäss, und letztere reicht bis an den Quecksilber-Meniscus in die Capillare hinein. Wird vermittels geeigneter Zuleitungs-Vorrichtungen durch die Capillare ein elektrischer Strom geschickt, so wird durch die Zersetzungs-Produkte, die sich an der Quecksilber-Kuppe anhäufen, die Capillar-

Digitized by Google

das beste von den jetzt gebräuchlichen Galvanometern. Speciell für unsere Zwecke ist es geeignet, weil man sehr grosse Widerstände, ohne der Empfindlichkeit Eintrag zu thun, in den Stromkreis aufnehmen darf. Die Reaktion geschieht sehr schnell: die Dämpfung ist vollkommen. Bezüglich der Beschreibung des Instrumentes selbst verweise ich auf die Originalabhandlung von Lippmann (Poggend. Ann. Bd. 149, p. 546.

§ I. Elektromotorische Wirkungen ruhender unverletzter Pflanzentheile.

Es sind hier nur die elektromotorischen Wirkungen, die man von bestimmten Oberflächenpunkten der Blätter der verschiedensten dicotylen Pflanzen erhalten kann, beschrieben. An anderen Pflanzentheilen habe ich gleiche regelmässige Wirkungen nicht beobachten können, auch nicht darnach gesucht, da weitere Beobachtungen diese Untersuchung von vorneherein als nicht sehr werthvoll erscheinen liessen. Die Begründung hiefür später.

Die Untersuchung an Blättern geschah so, dass verschiedenen Punkten der Blattoberfläche direkt die unpolarisirbaren Thonstiefel-Elektroden angelegt wurden. Kurze Glasröhrchen trugen an ihrem unteren Ende, dicht schliessend angekittet, einen Thonschuh, der aus feinem porösen Thon (Zelle für galvanisches Element) geschnitzt war und an seinem vorderen freien Ende mit einer leicht nach unten gebogenen Spitze endigte. Die Glasröhrchen wurden beim Gebrauch mit Zinksulfatlösung gefüllt, in die ein verquickter Zinkdraht tauchte. Sie waren an durchbohrten Holzklötzchen befestigt und letztere selbst steckten am einen Ende von etwa fusslangen Bleiröhrenstücken, deren anderes Ende im feststehenden Fussgestell eines sogenannten Retortenhalters eingeschraubt war. Die Elektroden besassen so in ausgiebigster Weise freie Beweglichkeit und blieben in jeder gegebenen Stellung fest stehen. — Als Flüssigkeit, die die Thonstücke tränkte, wurde anfänglich halbprocentige Kalisalpeterlösung, die für Pflanzentheile durchaus unschädlich ist, gewählt; bald aber nahm ich gewöhnliches Brunnenwasser, da dies für die Pflanzen mindestens ebenso indifferent ist und die geringe Verschlechterung des Leitungsvermögens gegenüber den anderen Widerständen gar nicht in Betracht kommt.

Indem ich nun mit den Elektroden die Oberfläche eines Blattes (zuerst bei Castanea vesca) nach bestimmten Regeln abtastete und jedesmal am Instrument den eventuellen Spannungsunterschied der beiden berührten Punkte beobachtete, zeigte sich, dass unter sonst gleichen Bedingungen die

Constante geändert: das Quecksilber erleidet eine Verschiebung. Man beobachtet also als Wirkung eines das Instrument durchfliessenden Stromes die Verschiebung eines Quecksilber-Meniscus durch ein Mikroskop, in dessen Ocular ein Ocular-Mikrometer eingelegt ist. Ich benutzte als Objektiv ein System Hartnack 4 (eine schwache Vergrösserung für diesen Zweck), als Ocular Hartnack II. Ich konnte bei dieser Vergrösserung noch Zehntel-Theilstriche schätzen; ein ganzer Theilstrich war schon ein sehr deutlicher Ausschlag.

Digitized by Google

Blattnerven immer sich positiv gegen die grüne Blattfläche verhalten. Diese Angabe (wie alle weiteren ähnlichen) ist in der von DU BOIS-REYMOND eingeführten Bedeutung zu verstehen, dass im ableitenden Bogen die positive Elektrizität von den Nerven gegen die grüne Blattfläche strömt.

Diese eben beschriebene elektromotorische Wirkung habe ich an allen Blättern dicotyler Pflanzen, die ich darauf untersuchte, wieder gefunden: so bei Aristolochia tomentosa, Dolichos capitata, Vitis vinifera und vulpina, Ampelopsis hed., Nicotiana tabac., Ricinus communis, Cucurbita pepo u. s. w. — Der starke Mittelnerv ist schwach positiv wirksam gegen die dünneren Seitennerven: an letzteren sind die Vereinigungspunkte zweier Nerven stark positiv wirksame Stellen. Es ist im Allgemeinen gleichgültig, ob die Blätter noch mit der Pflanze in unversehrtem Zusammenhang stehen, oder ob sie getrennt sind, und für den letzteren Fall, ob sie in der Luft oder unter Wasser abgeschnitten sind; so lange sie nur noch frisch und strotzend, also lebendig sind, zeigen sie das oben angegebene Verhalten. — Die Unterfläche der Blätter, die ich untersuchte (Castanea, Vitis), ist der dem Lichte zugekehrten Seite gleich wirksam.

Bei den Blättern von Monocotylen ist die Trennung zwischen Nerv und grüner Fläche nicht so entschieden ausgeprägt, dass man hier von beiden Theilen getrennt ableiten könnte. Ich habe darum solche Blätter nicht weiter auf gleiches Verhalten untersucht.

Diese als die normale geschilderte elektromotorische Wirksamkeit kann man jeden Augenblick umkehren, wenn man die Nerven-Elektrode erst anlegt, nachdem die Blattflächen-Elektrode schon längere Zeit ihr Oberflächen-Element feucht berührt hatte. Auch wenn man an eine bestimmte Stelle der grünen Blattfläche einen Tropfen Wasser setzt und nach einiger Zeit die eine Elektrode mit diesem Tropfen, die andere mit einer bisher unbenetzten Stelle eines Nerven in leitende Berührung bringt, ist erstere die positive. Dies heisst: die längere Zeit benetzt gewesene Stelle verhält sich (anfänglich) stets positiv gegen die nur kürzere Zeit benetzte. Dies gilt natürlich erst recht von zwei Blattflächen- oder zwei Nervenpunkten u. s. w. — Hat man so einen Blattflächenpunkt positiv gemacht gegen einen Nervenpunkt, durch verschiedenzeitiges Anlegen, und lässt man beide Elektroden längere Zeit durchaus unverrückt liegen, so bemerkt man, dass der bestimmt gerichtete Ausschlag des Elektrometers allmählig geringer, nach relativ kurzer Zeit Null wird und sich dann umkehrt, so dass also auch jetzt wieder der Nerv sich schliesslich positiv gegen die grüne Fläche verhält. Diese Angaben beziehen sich alle auf verhältnissmässig kurze Zeiten: es war z. B. die eine Stelle 1 Minute oder etwas länger benetzt gewesen, bis die andere Elektrode angelegt wurde. War so eine Stelle der grünen Blattfläche positiv gegen einen Nervenpunkt geworden, so war nach etwa 1 bis $1^1/_2$ Minuten dauerndem Anliegen die Nervenelektrode jetzt wieder die positive geworden

Digitized by Google

Die Erklärung dieser Erscheinungen wurde anfänglich in chemischen Verschiedenheiten der beiden einen elektrischen Spannungsunterschied zeigenden Blatttheile gesucht. Solche schon mit dem Reagenzpapier nachweisbare, scharf ausgeprägte chemische Differenzen an verschiedenen Punkten desselben Pflanzenorganes (saures Parenchym, alkalische Siebröhren) sind ja vorhanden und auch bekannt und studirt [1]). Die späterhin beschriebenen Versuche — auch diese schon — führen von selbst auf ein anderes, fruchtbareres Erklärungsprincip. Hier sei die ersterwähnte Hypothese nur angezogen, weil von ihr aus die folgenden Versuche unternommen wurden.

Die Lumina der Gefässe kräftig transspirirender Pflanzen sind mit verdünnter Luft gefüllt [2]). Schneidet man drum einen Stengel unter Wasser durch, so schiesst dasselbe in die Gefäss-Lumina, vom Luftdruck getrieben, hoch hinauf. Ich schnitt Blätter unter verdünnter Säure und unter verdünntem Kali ab, um diese Flüssigkeiten in die Gefässe zu bringen. Nach dem Abschneiden blieben die Wunden der Blattstiele in der Flüssigkeit eingetaucht stehen, die gewöhnliches Brunnenwasser, einmal spurweise mit Kalilauge, das anderemal mit Salpetersäure, nur bis zu eben entschiedener Reaktion versetzt, war.

Jedes von diesen Blättern verhielt sich bei wiederholten Versuchen unmittelbar nach dem Abschneiden stark normal wirksam, d. h. die Nerven waren positiv. Nun wurden sofort beide Blätter mit einander verglichen, indem die Gläser, worin sie standen, durch eine mit gewöhnlichem Wasser gefüllte bügelförmige Glasröhre mit einander verbunden wurden. Es waren jetzt beide Blätter zusammen wie Eines wirksam, d. h. die Nerven waren immer positiv gegen jeden Punkt der grünen Blattfläche. (Ganz ebenso ist dies, wenn man in gleicher Weise Säure- und Kaliblatt, jedes für sich mit einem unter gewöhnlichem neutralen Wasser abgeschnittenen vergleicht.)

Dies gilt jedoch nur für kurze Zeit, d. h. für 6 bis 8 Stunden nach dem Abschneiden. Wenn schon nach 12 Stunden beide Blätter wieder in gleicher Weise mit einander verglichen werden, zeigt sich das Säureblatt meistens gegen das Kaliblatt positiv wirksam und nach 2 und mehr Tagen tritt dies immer schärfer hervor, so dass jetzt jede Stelle des Säureblattes sich positiv verhält gegen jede Stelle des Kaliblattes. Dabei ist Kaliblatt allein und Säureblatt allein jedes für sich normal wirksam (Nerv positiv gegen Blattfläche). Solcher Blattpaare habe ich zerschnitten und auf ihre Reaktion geprüft. Von beiden (dem Kali- und dem Säureblatt) reagirten Nerven und Blattflächen-Parenchym deutlich sauer und zwar für einen unbefangenen Beobachter anscheinend gleich stark.

Von einer Erklärung der eben beschriebenen Erscheinungen aus chemi-

---

1) Vergl. J. Sachs: Botan. Zeitung 1862 p. 257 ff. und Experimentalphysiologie der Pflanzen pag. 83.

2) Cf. den Aufsatz von J. Sachs: Ueber Porosität des Holzes, 1877.

Digitized by Google

schen Differenzen kann darum keine Rede sein, schon desshalb nicht, weil die verdünnte Säure und die verdünnte Kalilösung, als direkt von ihnen der Säure-Alkalistrom abgeleitet wurde, eine minime, mit dem Elektrometer kaum mehr nachweisbare elektromotorische Wirksamkeit zeigten. Die Ausschläge der Combination: Säure-Kaliblatt waren dagegen sehr beträchtlich.

Kali- und Säureblätter zeigten dagegen darin einen Unterschied, dass letztere im Durchschnitte früher zu Grunde gingen. Dabei verkrümmten sich die Blatträndер nach hinten, so dass die obere Fläche unregelmässig convex wurde. Die ersten Anfänge dieser Verkrümmungen waren oft schon nach 1 bis 2 Tagen zu constatiren. Die Blattfläche sah dabei, wenn diese Gestaltsänderungen schon weit vorgeschritten waren, noch immer grün und frisch aus.

Eine Erklärung der bisher beschriebenen Erscheinungen soll späterhin versucht werden.

Oefter, aber nicht bei jedem Blatt und nicht bei einer bestimmten Behandlungsweise durchgängig zeigte sich, dass abgeschnittene Blätter, nachdem sie einige Zeit, in Flüssigkeit eingetaucht, gestanden waren, umgekehrt, wie oben als Regel beschrieben ist, elektromotorisch wirksam waren: es waren die Nerven negativ gegen die grüne Fläche. Unmittelbar nach dem Abschneiden hatten solche Blätter normales Verhalten dargeboten; nach einigen Stunden ergab eine neue Prüfung die Umkehr und diese machte dann, wenn anders die Blätter nicht starben, nach weiteren 10 bis 12 Stunden wieder dem regelmässigen Verhalten Platz. Es sieht aus, als ob in solchen Blättern tiefe innere Störungen vorhanden waren, die entweder zum Tode führten, oder aber überwunden wurden.

§ II. Elektromotorische Wirkungen bei Verletzungen und passiven Krümmungen von Pflanzentheilen.

Die in diesem Abschnitte beschriebenen Versuche sind an Stengeln und zwar an grünen, jungen Schösslingen angestellt. Die Elektroden lagen auch hier immer der Epidermis an, niemals wurde von einer Wunde abgeleitet. Da auch hier sich zeigt, dass die länger anliegende Elektrode positiv gegen die kürzere Zeit angelegte sich verhält, so mussten vor Allem die Elektroden an ihren bezüglichen Berührungspunkten für die Dauer des Versuches absolut fixirt werden. Dazu machte ich Schlingen von gut ausgewaschenem Baumwollfaden (Strickbaumwolle), die ich mit ihrem einen Ende fest um die Stelle des Stengels, von der abgeleitet werden sollte, schlang, während das andere Ende um den Thonstiefel der Elektrode geschlungen war. Das kurze Mittelstück der Schlinge hing in losem Bogen frei durch die Luft, so dass leichte Bewegungen des Stengels, ohne dass an den Elektroden und den Berührungsstellen das Mindeste geändert wurde, ausgeführt werden konnten. Dies

Digitized by Google

zeigte sich auch am Elektrometer: dasselbe blieb während solcher leichter Bewegungen durchaus in Ruhe.

Eine bestimmte Spannungsdifferenz zwischen höher und tiefer gelegenen Punkten des Stengels habe ich nicht constatiren können. Es mag vielleicht eine solche vorhanden sein, jedenfalls ist sie, wie das Folgende lehren wird, schwierig nachzuweisen.

Wenn man nämlich zwei über einander liegende Stengelpunkte in oben beschriebener Weise mit dem Elektrometer verbindet, so erhält man fast immer einen mässigen Ausschlag, demzufolge (anscheinend regellos) bald der obere bald der untere Punkt als der positive erscheint. Wenn man jetzt ausserhalb der Elektroden, in bestimmter Entfernung von einer derselben, eine Verletzung am Stengel anbringt (schneidet oder quetscht[1]), so bewegt sich sofort das Quecksilber in der Capillare des Elektrometers und zwar in dem Sinne, dass die Elektrode, deren nächste Umgebung unverletzt geblieben ist, jetzt stärker positiv geworden sich zeigt. Seien die Elektroden *A* und *B* und werde oberhalb und in der Nähe von *A* eine Verletzung angebracht, so verhält sich jetzt die Stelle *B* positiver als vorher. War schon vorher *B* positiv gegen *A* gewesen, so vergrössert sich der Ausschlag, war *B* vorher negativ gegen *A*, so geht das Quecksilber gegen die ursprüngliche Gleichgewichtslage zurück und noch darüber hinaus u. s. w. Der allgemeine Verlauf der Erscheinung ist ausnahmslos wie hier beschrieben. Je näher im Allgemeinen an der Elektrode die Verletzung erfolgt, um so stärker ist der »negative Zuwachsstrom« und um so früher tritt er auf. Man kann unmittelbar beobachten, dass die besprochene Aenderung später erfolgt, wenn die verletzte Stelle weiter von der Elektrode entfernt ist, als wenn eine nähere Stelle misshandelt wird. Allerdings beträgt diese Zeit nach Schätzung nur Zehntheile einer Sekunde, vielleicht in maximo einmal einige Zehntel, aber doch drängt sich diese zeitliche Differenz des Eintretens der angegebenen Schwankung ganz unmittelbar der Beobachtung auf. Der absolute Umfang am Stengel, innerhalb dessen die Verletzung angebracht werden darf, um noch auf die nächst gelegene Elektrode zu wirken, ist relativ gering. Geht man 5 bis 6 Centimeter oder noch weiter von der Elektrode weg, so ist der erwartete Ausschlag entweder sehr klein oder bleibt ganz aus. Doch zeigen verschiedene Stengel beträchtliche quantitative Unterschiede in all' den bisher beschriebenen Erscheinungen, ich möchte sagen, sie sind verschieden reizbar. Sehr saftreiche frische Theile geben grössere absolute Ausschläge und grössere Empfindlichkeit, was den absoluten Umfang des die Erscheinung bedingenden Stengeltheils betrifft. — Der Verlauf des »negativen Stromzuwachses« ist folgender: Unmittelbar nach Applikation der Verletzung beginnt die Wanderung des Quecksilbers und hat, wenn mit Einem Schlage die Verletzung gesetzt ist, in ganz kurzer Zeit (höchstens bis zu 1 Sekunde)

[1] Ich habe dies mit der Scheere, Pincette und Zange gethan.

Digitized by Google

ihr Maximum erreicht; dann beginnt, nachdem vielleicht durch 1 bis 2 Sekunden der Ausschlag anscheinend ruhig stehen geblieben war, sofort die Rückwanderung des Quecksilbers gegen die ursprüngliche Gleichgewichtslage, erreicht aber dieselbe, wenn inzwischen Alles ruhig stehen geblieben war, für gewöhnlich nicht mehr ganz; es bleibt eine länger dauernde Spannungsdifferenz in dem Sinne bestehen, dass die Stelle, in deren Nähe die Verletzung gesetzt ist, negativer sich verhält als sie dies vorher war. Wenn man den Stengel langsam durch Schliessen einer Zange quetscht, so bemerkt man, dass der besprochene Ausschlag geringer ist (und auch scheinbar später eintritt) als bei Schliessen der Zange durch einen Ruck.

Man könnte auch bei diesen Versuchen vielleicht an chemische Wirkungen denken. Die meisten Pflanzenstengel besitzen eine nicht glatte Oberfläche, sondern zeigen regelmässige Kanten und zwischen diesen Furchen. In den capillären Räumen auf dem Grunde der letzteren laufen Flüssigkeiten, die den Stengel benetzen, als welche z. B. die beim Schneiden oder Quetschen austretenden sauren Zellsäfte sind, mit grosser Geschwindigkeit weiter, können also die Elektroden benetzen. Abgesehen davon, dass dies bei den vollständig glatten Stengeln, die ich anwandte (z. B. Polygonum fagopyrum), vollständig auszuschliessen ist, weist schon der zeitliche Verlauf der Schwankung diese Erklärung zurück, sowie die absolute Grösse des Ausschlags, die auf einen solchen Säure-Wasserstrom nicht bezogen werden kann. Am eclatantesten aber spricht dagegen, dass man beim Biegen des Stengels, wo von einer Continuitätstrennung nicht die Rede ist, ganz die gleichen Erscheinungen wie bei Verletzung und zwar stärker auftretend beobachten kann. Wenn man nämlich einen Stengel oberhalb der einen Elektrode abbiegt, so dass die Elektrode (das umgelegte Band) selbst dabei natürlich durchaus nicht irgendwie mechanisch insultirt wird, so zeigt sich sofort am Elektrometer ein Ausschlag, der um so stärker ist, je stärker die Biegung und je näher an der Elektrode sie gelegen ist und je rascher sie geschieht. Der Ausschlag geht wieder nach der Seite, dass er die Elektrode, in deren Nähe die Biegungsstelle liegt, als »negativer« gegen die andere geworden anzeigt.

Hier sei einstweilen, weil die gerade dargelegten Versuche am leichtesten, ich möchte sagen von selbst, dazu hinleiten, der Grundgedanke kurz angegeben, der als Versuch einer Erklärung für die bisher und noch weiterhin beschriebenen Erscheinungen benützt werden soll. Alle diese Erscheinungen hängen darnach mit der eigenthümlichen Struktur der sogen. organisirten Gebilde und zwar mit ihrer Imbibition zusammen. Das Wasser, das in einem solchen Theile enthalten ist, bildet für sich ein Continuum und ist dabei in besonderer Weise zwischen die eigentlichen organischen Moleküle zwischengelagert. So wie ich irgendwo diesen Vertheilungszustand störe, treten Wasserverschiebungen nach bestimmter Gesetzmässigkeit auf. Von diesen Wasserbewegungen allein leiten wir die beobachteten elektromoto-

Digitized by Google

rischen Wirkungen ab. — Die schärfere Formulirung unserer Meinung erfolgt später. —

Unsere Beweisführung geht desshalb vorderhand darauf hinaus, zu zeigen, dass jede Wasserbewegung in einer Pflanze mit bestimmten elektromotorischen Wirkungen verbunden sei.

Dass Schneiden und Quetschen eines strotzenden Pflanzenstengels eine Wasserbewegung unmittelbar zur Folge hat, die natürlich in den der Wunde nächstgelegenen Stellen augenblicklich am ausgiebigsten sein muss, zeigt theils die direkte Beobachtung, theils eine zwingende Ueberlegung. Starkes und rasches Abbiegen eines Pflanzenstengels aber wird die ausgiebigste Wasserverschiebung der Längsaxe des Stengels parallel zur Folge haben. Nach Aussen kann hier nichts treten. Von der concaven Seite der Biegungsstelle wird Wasser weggedrückt. Da aber die Wasserbewegung der Längsaxe des Stengels parallel viel leichter vor sich geht als quer durch den Stengel, so wird das von der concaven Seite Weggepresste nach Oben und nach Unten von der Biegungsstelle und nicht zunächst nach der Convexität geschoben werden, wo man sich wohl denken kann, dass Raum geschaffen sei. Dorthin können dann allerdings langsam durch Querleitung die anfänglich überfüllten oberen und unteren Stengeltheile sich entleeren [1].

Am Elektrometer zeigt sich Folgendes: Biegt man den Stengel, dem die Elektroden in der angegebenen Weise angelegt sind, oberhalb der oberen Elektrode rasch ab, so tritt sofort ein starker Ausschlag ein. Hält man jetzt den Stengel in dieser Stellung fest, so geht langsam der Ausschlag zurück und das Quecksilber ist nach etwa 1 bis 2 Minuten entweder vollständig auf der ursprünglichen Ruhestellung angekommen (dies ist der seltenere Fall) oder es stellt sich auf einen neuen Ruhepunkt ein, der mehr oder weniger von der ursprünglichen Ruhestellung noch entfernt bleibt. Biegt man jetzt den Stengel rasch wieder in seine ursprüngliche Stellung zurück, so erfolgt ein neuer Ausschlag im selben Sinne wie der vorhergehende, der dann in gleicher Weise wieder langsam zurückgeht. Dieser Versuch sagt, auf Grund unserer Hypothese discutirt, Folgendes. Der ersten Biegung entspricht eine Wasserverschiebung; während der Stengel gebogen bleibt, stellt sich der neuen Lage aller Theile entsprechend wieder ein Gleichgewichtszustand her, indem in die Convexität des Bogens die gegen früher jetzt praller gefüllten über und unter der Biegungsstelle gelegenen Stengeltheile sich entleeren. Es wird jetzt wieder ein Zustand geschaffen, der in Beziehung auf den Grad der Imbibition der Theile, woran die Elektroden liegen, dem ursprünglichen Gleichgewichtszustande nahe kommt. Jetzt schnelles Rückbiegen: dadurch wird wieder die bisher convexe Seite des Bogens comprimirt und eine Wasserverschiebung eingeleitet, die allererst ein plus nach

---

1) Dies ist natürlich nur der allgemeine, aber zutreffende Ausdruck sehr complicirter Vorgänge. Vergleiche darüber die Anmerkung auf Seite 9.

Digitized by Google

Oben und nach Unten schafft. Bleibt dann Alles ruhig, so strebt allmählich die Wasservertheilung wieder dem ursprünglichen Gleichgewichtszustande zu.

Eine wesentliche Stütze für diese Ansicht liefert das vorausbestimmte Resultat des folgenden Versuchs. Biegt man einen Stengel ganz allmählich, so hat das aus der concaven Seite verdrängte Wasser Zeit nach der convexen Seite hinüberzuwandern, wo ja Platz dafür vorhanden ist: in der Längsrichtung des Stengels findet keine Bewegung statt. Man beobachtet in der That, dass bei ganz langsamem Abbiegen des Stengels das Elektrometer so gut wie vollständig in Ruhe bleibt. (Ganz kleine Erzitterungen des Quecksilbers bleiben selbstverständlich nicht aus, weil man ja doch immer ruckweise biegt, zumal wenn man gleichzeitig beobachtet.) — Lässt man nach dem langsamen Biegen den Stengel plötzlich zurückschnellen, so erfolgt sofort der verlangte starke Ausschlag, der ausbleibt, wenn man ebenso bedächtig den gebogenen Stengel wieder in seine ursprüngliche Lage zurückführt [1].

Ich werde einige Versuche dieser Art in extenso beschreiben:

1. Versuchsbeispiel:

Ruhelage des Quecksilber-Meniscus bei Theilstrich (sc.) 21·5 (der Elektrometerkreis ist in sich geschlossen). Elektroden liegen an zwei etwa 9 bis 10 Centimeter von einander entfernten Stellen einer Weinrebe. Durch Oeffnen einer Nebenschliessung werden die Elektroden jetzt mit dem Elektrometer in leitende Verbindung gebracht: sofort Bewegung des Quecksilbers auf sc. 16·5, d. h. die obere Ableitungsstelle der Rebe verhält sich positiv gegen die untere. (Die Bedeutung der Richtung des Ausschlags ist ein für alle Mal am Elektrometer festgestellt.) Jetzt wird oberhalb der oberen Elektrode Stengel rasch abgebogen. Quecksilber wandert rasch und steht bald still bei sc. 26·0. Hier bleibt der Meniscus durch zwei bis drei Sekunden etwa stehen und beginnt dann (während der Stengel immer ruhig festgehalten wird) langsam zu sinken. Nach $^1/_2$ Minute steht Meniscus auf sc. 22·0. Sinken nur mehr sehr langsam. Jetzt Stengel zurückschnellen lassen: sofort Ausschlag auf sc. 25·5, der langsam zurückgeht, nach zwei

---

1) Alle diese Annahmen über die bestimmte Art der Wasserverschiebung beim Biegen sind nicht nur höchst wahrscheinlich, sondern entsprechen durchaus im Grossen und Ganzen dem thatsächlichen Verhalten. Zum Beweise dessen der folgende Versuch. Stücke Holz (Aeste von Pinus orient.) werden durch aktives Hineinpressen mit Wasser möglichst angefüllt. Der eine Querschnitt, der beobachtet werden soll, wird trocken gewischt, dass kein tropfbares Wasser mehr darauf steht. Jetzt biege ich rasch das Holz und halte es gebogen fest. Sofort tritt an der Querschnittshälfte, die der Concavität entspricht, ein Wassertropfen auf, der aber nach wenigen Sekunden wieder verschwunden ist. Nun biege ich rasch zurück. Jetzt tritt ein neuer Wassertropfen an der Querschnittshälfte, die bisher die convexe, auf. Auch dieser Tropfen ist nach wenigen Sekunden wieder im Holze versunken. — Biege ich darauf gleich stark, aber sehr langsam, so zeigt sich auf dem Querschnitte kein tropfbares Wasser. — Einer weiteren Erklärung wird es nicht bedürfen.

Minuten Stand bei sc. 21·0. Jetzt durch eingeschaltete Nebenschliessung wieder Elektrometerkreis in sich geschlossen: Quecksilber auf sc. 21·5, seine ursprüngliche Gleichgewichtslage. (Es ist jetzt die ursprüngliche Spannungsdifferenz zwischen den beiden abgeleiteten Stengelpunkten fast vollständig verschwunden.)

2. Versuchsbeispiel (Weinrebe).

Wieder zwei etwa 9 Centimeter entfernte Stellen abgeleitet. Ruhelage des Quecksilbers bei sc. 19·0. Jetzt Stengelstrom in Elektrometer geschickt: Quecksilber auf sc. 6·5. Dies bedeutet (Stromwender ist anders gelegt), dass die obere Elektrode negativ gegen die untere sich verhält. Stengel wird nun sehr langsam oben gebogen. Quecksilber bleibt ruhig: nur ganz zuletzt, wo beim Biegen einmal ein Ruck geschieht, auf Theilstrich 5·0, von wo zurück auf sc. 6·0. Jetzt Stengel schnellend zurückgebogen: Quecksilber aus der Theilung etwa auf sc. —1, von wo langsam zurück: nach 2 bis 3 Minuten auf sc. 12·0 ruhig geworden. (Hier war ursprünglich die oben abgeleitete Stelle negativ gegen die untere, wurde durch Biegen stärker negativ; am Ende des Versuchs aber war die Spannungsdifferenz geringer.)

Ganz in der gleichen Weise verläuft der Versuch, wenn man unterhalb der unteren Elektrode biegt; für die hier besprochene Erscheinung ist oben und unten am Stengel durchaus gleichgültig.

Aus zahlreichen Versuchen geht hervor, dass der durch die Biegung bedingte negative Ausschlag ceteris paribus grösser ist, wenn die durch die Biegung negativer werdende Elektrode vorher die positive war, als wenn sie schon die negative war. —

Auch wenn man zwischen den Elektroden schneidet oder quetscht, treten sofort im Elektrometer Aenderungen des vorherigen Ausschlags ein und zwar im Allgemeinen im gleichen Sinne, dass die Elektrode, in deren Nähe die Wunde liegt, jetzt negativer wird als sie vorher war. Doch liegt hier der Verlauf der Aenderungen nicht so einfach. Es kommen wiederholte, rasch sich folgende Schwankungen des Quecksilbers vor, deren Gleichgewichtspunkt sich gegen den Gleichgewichtspunkt des Elektrometers verschiebt. In dem kommt dann das Quecksilber bald zur Ruhe, die Anordnung ist jetzt stromlos. Von schlechter Dämpfung des Instrumentes rühren diese (wie auch gleich weiterhin beschriebenen) Schwankungen nicht her; denn diese zeigt sich bei viel schwierigeren Anforderungen vollkommen. Es entsprechen diesen Schwankungen parallel gehende Wasserverschiebungen im Stengel, wie eine kurze Ueberlegung der oben gegebenen Daten von selbst ergibt: doch will ich, da eigentlich jeder Fall eine gesonderte Analyse verlangt, darauf einstweilen nicht eingehen. Die Beobachtung ist hier nicht so einfach und durchsichtig und darum die Beweiskraft nicht so bindend wie bei den bisher beschriebenen Versuchen.

Auch bei unverletzten ruhenden Stengeln beobachtet man zuweilen

Digitized by Google

Schwankungen der Spannungsdifferenz zweier abgeleiteten Stellen, die in sehr langer Periode ablaufen. Doch habe ich darüber noch keine genaueren Beobachtungen angestellt.

§ III. Elektromotorische Wirkungen aktiv beweglicher Pflanzentheile.

Ich hatte vor, verschiedene aktiv sich bewegende Pflanzentheile auf ihre elektromotorische Wirksamkeit zu untersuchen, blieb aber aus äusseren Gründen bei der Untersuchung von Mimosa pudica stehen.

Eine genaue Prüfung auf Spannungsdifferenzen verschiedener Oberflächenpunkte habe ich nicht durchführen können, weil die Haare, mit denen der grösste Theil der Oberfläche dieser Pflanze besetzt ist, eine genaue Anlegung der Elektroden hindert und bei Forcirung dieses Versuches sofort aktive Bewegungen der Pflanzen eintreten. Da aber diese letzteren selbst wieder Aenderungen in den Spannungsdifferenzen bedingen, so ist damit eine Schwierigkeit gegeben, die ich bisher nicht überwunden habe. Ich habe mich darum darauf beschränkt, immer von denselben zwei Punkten, an welche die Elektroden sich leicht appliciren lassen, abzuleiten. Es genügte mir, zu constatiren, dass bei der Bewegung des Blattes Aenderungen der vorher beobachteten Spannungsdifferenz eintreten.

Auch hier natürlich hat die Verschiebung der Elektroden von den ursprünglich zur Anlegung ausgewählten Punkten eine sofortige Aenderung des Ausschlages in dem oben mehrfach erwähnten Sinne zur Folge. Es wurden darum wieder als Zwischenleitung zwischen Thonstiefel und Pflanze nasse Baumwollfäden verwendet, die mit ihren freien Enden an die bezüglichen Berührungspunkte der Mimose einfach angelegt wurden. Bei vorsichtiger Handhabung erwies sich diese Massregel durchaus zweckentsprechend. Die abgeleiteten Punkte waren einmal der obere Umfang des Wulstes, der die Insertionsstelle des Blattes an den Stengel bildet und dann einer der beiden relativ starken Stacheln, die unmittelbar neben der Insertionsstelle des Blattes paarig sich aus dem Stengel erheben.

Leitet man von diesen beiden Punkten eines Mimosenblattes ab, so erhält man einen bestimmt gerichteten, meist beträchtlichen Ausschlag. Im Momente nun, wo durch die stattgehabte Reizung [1]) die Bewegung des Blattes eintritt, zeigt sich eine Aenderung an dem bisher beobachteten Ausschlag des Elektrometers, eine Stromesschwankung tritt auf, die aus mehreren, immer alternirend gerichteten Oscillationen des Quecksilbers besteht. Zuerst kommt ein rasch verlaufender kleiner Vorschlag, dem unmittelbar ein meist viel bedeutenderer entgegengesetzt gerichteter Ausschlag folgt. Von der äussersten Grenze dieses Ausschlags geht nun langsam das Quecksilber wie-

1) Dieselbe wurde allermeist durch Berühren des reizbaren unteren Umfanges des Blattstielwulstes ausgeführt.

Digitized by Google

der zurück. Manchmal erreicht es jetzt schon seine Ruhestellung. In anderen Fällen beobachtet man aber noch weitere, allerdings nur geringe und in immer länger gezogener Periode verlaufende Ausschläge vor dem Einstellen in die neue Ruhelage.

Vor weiterer Detailbesprechung dieses Versuchsergebnisses sei unser bisher benütztes Erklärungsprincip kurz angezogen. Wir wissen durch die sorgfältige Analyse der Bewegungs-Erscheinungen der Mimosen [1]), dass dieselben mit Wasser-Bewegungen zusammenhängen, dass die Wasser-Bewegung die Ursache der mechanischen Bewegung ist. Es stimmt also mit unserer Forderung überein, dass wir bei der Bewegung des Mimosen-Blattes elektromotorische Wirkungen beobachten. Da Wasserbewegung und elektromotorische Wirkung durchaus parallel gehen müssen, so bedeutet dies für unseren Fall, dass die mit der Bewegung des Mimosen-Blattes verbundene Wasserströmung in wiederholten Stössen sich vollzieht, was ohnehin aus einer theoretischen Ueberlegung als wahrscheinlich hervorgeht. Es ist also die äusserlich erkennbare grobe Aenderung der Lage des Blattes den Wasserbewegungen nicht durchaus parallel.

Es seien zuvor zur Erläuterung des zeitlichen Verlaufes der skizzirten Stromesschwankungen einige Versuchsprotokolle mitgetheilt.

1. Versuchsprotokoll.

Gleichgewichtslage bei sc. 1·0; Elektroden liegen am oberen Umfang des Wulstes und einem Stachel an. Strom des ruhenden Blattes in Elektrometer, sofort sc. 15·0. Jetzt Reiz, sofort Ausschlag zurück auf 7·0: mit rascher Umkehr dann auf 20·0, dann langsam (innerhalb 1 bis 2 Minuten etwa) zurück auf 5·5: von hier sehr langsam auf 2·0. Beobachtung jetzt abgebrochen. — Diese Ausschläge bedeuten:

Ruhendes Blatt: Stachel + gegen Blattstiel;
bei Reiz auf 7·0: bezeichnet als negativer Vorschlag;
dann auf 20·0: positiver Ausschlag;
dann 5·5: langsamer negativer Rückschlag.

2. Versuchsprotokoll.

Gleiche Anlegstellen. Ruhelage des Quecksilbers bei 12·0. Strom der ruhenden Mimose sc. 15·0. Jetzt Reiz: schnell auf 10·0, dann rasch auf 40·0; von hier langsam zurück auf 20·0: hier Ruhestellung. Also wieder:

Stachel + gegen Blattstiel;
Vorschlag bei Reizung war negativ;
folgender Ausschlag - positiv;
langsamer Rückschlag - negativ.

3. Versuchsprotokoll.

Gleiche Stellen sind abgeleitet: Ruhelage bei sc. 99·0; Strom des ruhenden Mimosenblattes: Quecksilber nach den negativen Zahlen aus dem Ge-

1) Die Literatur bei J. Sachs: Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. pag. 861.

Digitized by Google

sichtsfeld. Jetzt wird durch Zweig eines Grove'schen Elementes der Ausschlag der ruhenden Mimose compensirt (nach bekannter Methode von du Bois): Quecksilber wieder auf 99·0.

Jetzt Reizung: Vorschlag + 103·0 ist negativ,
Ausschlag + 89·0 ist positiv,
langsamer Rückschlag + 95 ist negativ.

Beobachtung jetzt abgebrochen.

Vor Allem geht aus dem letztbeschriebenen Versuch hervor, dass die auf die Reizung folgenden Ausschläge ganz in gleichem Sinne verlaufen, mag man den vom ruhenden Blatte abgeleiteten Strom vor der Reizung compensiren oder nicht. Es handelt sich also um wirkliche Aenderungen des Spannungsunterschiedes. — Führt man zur Vereinfachung für die verschiedenen auf den Reiz eintretenden Schwankungen die termini Vorschlag, Ausschlag und Rückschlag ein, so ist nach den eben gegebenen Beispielen der Vorschlag negativ, der Ausschlag positiv, der Rückschlag negativ: der Vorschlag verläuft sehr schnell, etwas langsamer schon, aber noch immer ziemlich rasch bewegt sich das Quecksilber während des Ausschlags, sehr langsam verläuft der Rückschlag. Folgen noch weitere Oscillationen, so verlaufen diese meist so langsam, dass sie direkt nur bei einiger Aufmerksamkeit mit dem Auge verfolgt werden können.

Durch den Rückschlag (oder durch die noch folgenden Oscillationen) nähert sich das Quecksilber allmählich (im günstigsten Falle in etwa 5 Minuten) der Lage, die es durch den ruhenden Mimosenstrom inne hatte. In dieser Zeit hat auch ungefähr das Mimosenblatt seine ursprüngliche Stellung nahezu wieder eingenommen.

Die bisherige Beschreibung schildert den gewöhnlichen Verlauf der Erscheinungen. Abweichungen hievon kommen vor. Der Vorschlag ist zuweilen verschwindend klein; ich habe ihn ganz fehlen sehen. Letzteres einmal fast durchgängig bei allen an einem Vormittag angestellten Versuchen: das Wetter war trüb und kalt, die Pflanzen selbst durch starke Anstösse kaum reizbar, alle Ausschläge waren gering. — Die obigen Versuche geben den Stachel am Mimosenstengel als positiv gegen den oberen Umfang des Wulstes am ruhenden Blatte an. Ich habe in vereinzelten Fällen zwischen diesen beiden Punkten auch die entgegengesetzte Spannungsdifferenz beobachtet. Ob ich hier von anderen Punkten ableitete als in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle und ob nahe nebenliegende Stellen der Mimose so rasche Sprünge der Spannungsunterschiede zeigen, oder ob es sich um wirkliche Umkehr handelte, kann ich einstweilen nicht angeben. Die Ableitung vom oberen Umfang des Blattstiels geschah allerdings nicht immer genau an derselben Stelle; da auch hier Härchen, wenn auch seltener als sonst, angebracht sind, so ist eine möglichst isolirt punktförmige Anlegung ebenso wie nur die genaue Bestimmung, welches eigentlich der abgeleitete Punkt sei, schwierig. Die Ausschläge, die bei Reizung in diesen Fällen eintreten, sind schwierig zu deuten.

Digitized by Google

Oefter ging der als Vorschlag bezeichneten Schwankung noch ein kleinerer Vorschlag (nach der Schnelligkeit des Verlaufes so bezeichnet) voraus. Ein aus den verschiedenen Oscillationen des Quecksilbers durch seinen Umfang hervorstechender Ausschlag zeigt an, dass der Stachel positiv gegen den Blattstielpunkt sich verhielt. — Eine Einzelbesprechung der Ausnahmsfälle hat einstweilen geringe Bedeutung.

Es genügt wohl der kurze Hinweis auf die Uebereinstimmung, welche zwischen den oben beschriebenen Erscheinungen und denen, die H. Munk bei Reizung des Blattes von Dionaea muscipula beobachtete, besteht.

§ IV. Allgemeine Betrachtungen.

Die gegen Ende des § II mitgetheilten Versuche haben gezeigt, dass ganz direkt mit Wasserbewegungen bestimmte elektromotorische Wirkungen zusammenhängen. Alle übrigen in § II und III beschriebenen Versuche sprechen auf das Entschiedenste für die gleiche Auffassung. Ich kehre darum den Satz um und sage: Wo ich an Pflanzentheilen elektromotorische Wirkungen beobachte, schliesse ich auf Wasserbewegung. Da es sich um dasselbe Objekt und um genau die gleichen Versuchsbedingungen handelt, halte ich diese Umkehr für erlaubt. Wenigstens führt sie ein fruchtbares und weiterhin discutirbares Erklärungsprincip ein.

Wir müssen zuerst eine allgemeine Eigenschaft aller organisirten Gebilde betrachten. Wir dürfen annehmen, dass die zwischen die eigentlichen organischen Molecüle zwischengelagerten Wassermolecüle in einem besonderen Zustande dort vorhanden seien. Es sprechen dafür eine Reihe analoger Erfahrungen.

Wilhelmi stellte fest, dass eine dünne, einer Glasplatte unmittelbar aufliegende Wasserschicht dichter sei als das übrige Wasser-Continuum. Eine ganze Reihe weiterer Beobachtungen spricht dafür, dass zwischen Flüssigkeiten und festen Körpern und zwischen Flüssigkeiten selbst unter bestimmten Umständen Anziehungskräfte auftreten, die zu einer Verdichtung führen. Es ist speciell beim Stärkemehl beobachtet, dass bei seiner Imbibition mit Wasser eine namhafte Wärmeentwickelung auftritt (Temperaturerhöhung um 2 bis 3 ° C.). Dass diese Anziehungskräfte so bedeutend sind, dass die Schwere ihnen gegenüber eigentlich gar nicht in Betracht kommt, sieht man daraus, dass zur Krone von 400 Fuss hohen Bäumen täglich Centner von Wasser gehoben werden. Sägt man einen solchen Baum in der Nähe des Bodens an, so fliesst von all dem Wasser, das in einem Continuum 400 Fuss hoch aufgeschichtet ist, kein Tropfen aus.

Daraus folgt: Wenn tropfbares Wasser in einen imbibitionsfähigen Theil irgendwo eindringt, so findet an der Stelle eine Energie-Aenderung statt (und vice versa).

Wenn wir drum bei einem Pflanzentheil an verschiedenen Stellen stoff-

Digitized by Google

liche und gestaltliche Unterschiede feststellen, so hat es sicher nichts Gezwungenes, dort auch im Allgemeinen verschiedene »Zustände der Imbibition« anzunehmen. Bringt man an zwei solcher Stellen Wassertropfen, so beginnen sofort Wasserströmungen. Dass diese letzteren sehr lebhaft sind (z. B. durch die unverletzte Cuticula von Blättern hindurch), lässt sich an einem ganz groben Erfolg unmittelbar nachweisen. Man lässt Pflanzen durch die Wurzeln Lithium-Salze aufnehmen: das Lithium ist nach kurzer Zeit schon in den Blättern nachweisbar. Wenn man solche frisch abgeschnittene Blätter (natürlich nur deren unverletzte Oberfläche) kurze Zeit in Wasser legt, so gehen relativ grosse Mengen von Lithium heraus, so dass man dasselbe unmittelbar (ohne zu concentriren) im Waschwasser spektroskopisch nachweisen kann [1]. — Diese oben statuirten Strömungsvorgänge werden verschieden sein an verschiedenwerthigen Theilen der Pflanzenoberfläche.

Diese Wasserströmungen führen unter bestimmten Umständen zum Auftreten elektrischer Strömungen. Das physikalische Analogon für die Erklärung dieser elektrischen Ströme geben die Quincke'schen Diaphragmenströme ab. Davon wird noch ausführlicher zu reden sein.

Ich erkläre drum vor Allem die elektrischen Ströme, die von verschiedenen Oberflächenpunkten eines ruhenden Blattes abgeleitet werden können (§ 1), als durch Wasserströmung hervorgerufen. Immer ja, wenn wir den Strom des ruhenden Blattes ableiten wollen, bringen wir feuchte Elektroden an die abgeleiteten Stellen. Solche Stellen am Blatt, die einen »Spannungsunterschied« zeigen, sind Nerv und grüne Blattfläche. Diese Organtheile zeigen bei einem sehr einfachen Versuch ein durchaus verschiedenes Verhalten, das für unsere Ansicht spricht. Taucht man ein frisch abgeschnittenes Blatt unter Wasser, so ist sofort die ganze Nervatur benetzt; die grüne Blattfläche dagegen zeigt durch einen schönen Silberglanz an, wie fest auf ihr die Luft haftet: sie wird nur sehr schwer und langsam und unvollständig benetzt. Hebt man das Blatt heraus, so läuft an der grünen Fläche das Wasser fast vollständig ab, aber an der Nervatur bleibt es dauernd haften.

Wir sagen also: an den beiden mit feuchten Elektroden berührten Stellen werden sofort Wasserverschiebungen hervorgerufen; diese letzteren sind verschieden, da sie unter verschiedenen Bedingungen eingeleitet werden. Die beiden Stellen waren schon vorher (im sogen. Gleichgewichtszustand) verschieden: die Störungen, die ich durch Befeuchten setze, laufen darum auch verschieden ab (als verschieden rasches, gegen verschieden grosse Widerstände geschehendes, vielleicht auch ungleichsinnig gerichtetes Verschieben der eindringenden Wassertheilchen). Unsere Annahme ist, dass ein Theil der Energie-Aenderungen, die an beiden Stellen verschieden sein werden, bei Anlegung eines Leitungsbogens sich ausgleicht unter der Form eines elektrischen Stromes.

---

[1] Cf. die Mittheilungen von J. Sachs hierüber in diesem Hefte.

Digitized by Google

Diese Auffassung ist von den bisherigen, welche die elektromotorischen Wirkungen lebender Pflanzentheile erklären, durchaus verschieden. Man sagte bisher: es sind von vorneherein elektrische Spannungsunterschiede vorhanden, man bekommt darum durch Anlegen feuchter Elektroden einen Strom im abgeleiteten Bogen. Die hier benützte Hypothese lautet dagegen: Es existiren keine Spannungsdifferenzen, aber es existiren Unterschiede in der Art und Anordnung der letzten Theilchen und diese bedingen, wenn ich feuchte Elektroden anlege, Unterschiede im Auftreten gewisser Bewegungsvorgänge, deren (theilweise) Ausgleichung in der Form elektrischer Ströme geschieht.

Es macht keine Schwierigkeit, das Auftreten elektrischer Ströme an Pflanzentheilen nach der dargelegten Hypothese auf das Schema der Quincke'schen Diaphragmenströme zurückzuführen. Man mag sich das Zustandekommen der letzteren so erklären: Wo das Wasser in das Diaphragma eindringt, findet (nothwendig nach unseren obigen Ueberlegungen) eine Energie-Aenderung statt; wo es austritt, die gleichgrosse entgegengesetzte. Die dadurch gesetzte Differenz wird (theilweise) ausgeglichen in der Form strömender Elektricität [1]). Oder man mag sagen: die Elektricitätserregung findet durch Reibung des Wassers innerhalb des Thones statt; oder man mag sonstwie den Versuch erklären: jede Erklärungsweise ist auf die obigen Versuchsbedingungen ohne Weiteres übertragbar.

Wie die Versuche des § I, wo das sogen. Säure- und das Kaliblatt jedes für sich normal wirksam waren, während bei gleichzeitigem Ableiten das Säureblatt stets positiv gegen das Alkaliblatt war, nach der obigen Hypothese zu erklären seien, zeigt das Aussehen der Blätter selbst. Das Säureblatt, ohne eigentlich zu welken, bekam Krümmungen: die Blätter hatten (durch verschieden starke Verdunstung oder durch ungleiche Aufnahme?) verschiedenen Wassergehalt. Dabei konnte jedes Blatt für sich normal wirksam sein: bei der Verbindung musste immer das Säureblatt überwiegen. Ich sehe nicht, wie von irgend einem andern Princip aus das letzte Versuchsergebniss erklärt werden kann.

Nach der oben für Quincke's Diaphragmenströme festgehaltenen Erklärung wird eine Spannungsdifferenz zwischen zwei Punkten eines Pflanzentheils dann zu constatiren sein, wenn die an diesen Punkten durch Berühren mit feuchten Elektroden eingeleiteten Imbibitionsvorgänge mit verschiedenen Energie-Aenderungen verbunden sind; und zwar wird die Elektrode die positive sein, bei der das Eindringen von tropfbarem Wasser nach Innen überwiegt, und diejenige die negative, bei der die entgegengesetzte Richtung prävalirt.

Die Anwendung auf die Blattströme ergibt sich von selbst; ebenso warum die zuerst benetzte Stelle die positive ist. Bei den Stengeln ist der negative

---

1) Dies ist die von mir benützte Erklärungsweise.

Digitized by Google

Zuwachsstrom bedingt durch das »Negativerwerden« der einen Elektrode, weil ja immer beim Schneiden, Biegen und Quetschen zunächst ein Wegschieben des Wassers von der zuerst (vor der Continuitätstrennung) comprimirten Stelle statt hat. Es schwillt drum an der Elektrode der Stengel an: Richtung und Intensität des Imbibitionsstroms wird geändert. — Für die Mimosen kann ich eine solche Einzelformulirung noch nicht geben. —

Auch der zeitliche Verlauf der obigen Versuche spricht durchaus für die dargelegte Auffassung.

Ich habe bereits an schematischen Versuchsanordnungen die oben formulirte Hypothese weiter geprüft und durchaus bestätigt gefunden. Ich werde über diese Versuche an einem anderen Orte berichten.

Ein Punkt sei hier noch kurz berührt. Es ist jede aktive und passive Bewegung der einzelnen Theile einer Pflanze gegen einander von einer Wasserverschiebung begleitet: diese Wasserverschiebungen manifestiren sich als Aenderungen des elektromotorischen Verhaltens. Aber nicht jeder Wasserbewegung entspricht eine ihr genau parallel gehende äusserlich erkennbare mechanische Bewegung. Diese letztere ist nur eine ganz unvollkommene Wiedergabe der gröbsten Aenderungen, die in der Pflanze eintreten. Da ja beim Eintritt einer mechanischen Bewegung nicht alle Elementartheile des ganzen bewegten Organes mit Aenderung ihres Flüssigkeitsgehaltes sich betheiligen, so müssen an diesen übrigen passiv mitbewegten Theilen elastische Kräfte von uns durchaus unbekannter Grösse erst noch überwunden werden, ehe es zu einer äusserlich erkennbaren Gestaltsänderung kommt. Es wird desshalb durchaus nicht gezwungen erscheinen, auch dann noch auf Wasserbewegungen aus elektromotorischen Aenderungen zu schliessen, wenn keine äusserlich erkennbare Bewegung des ganzen Pflanzentheils eintritt. Ich habe an Mimosen zu Zeiten, wo sie schlecht reizbar waren, auf sehr schwache Reize hin deutliche elektrische Stromesschwankungen beobachtet, während entweder nur eine minime oder selbst gar keine äussere Bewegung eintrat.

Ich stelle also als Resultat dieser Untersuchung den folgenden Satz auf: Die an Pflanzen beobachteten elektromotorischen Wirkungen sind durch Wasserströmungen veranlasst, die ich entweder durch das Anlegen von Elektroden erst hervorrufe, oder die durch aktive und passive Bewegungen der Pflanzen bedingt sind.

Die Untersuchung ist im Laboratorium des Herrn Prof. Sachs ausgeführt. Ich fühle mich ihm für die Freigebigkeit, mit der er seinen Rath und sein Wissen, sowie die Hilfsmittel des Institutes mir zur Verfügung stellte, tief verpflichtet.

Digitized by Google

II.

Ueber Dickenwachsthum cylindrischer Organe.[1])

Von

Dr. Emil Detlefsen.

Hierzu Tafel I und II.

Die Aufgabe, die zu bearbeiten ich mir vorgenommen habe, ist, allgemein zu untersuchen, welcher Zusammenhang zwischen der Vertheilung des Querwachsthums in den verschiedenen concentrischen Schichten eines cylindrischen Organes und der Form und Anordnung der Zellen desselben auf dem Querschnitt besteht. In einem speciellen Falle, die Anordnung der aus dem Cambium hervorgehenden Zellen betreffend, ist dieser Gegenstand schon von Nägeli[2]) behandelt worden. Für seine Zwecke genügte es, die Vergrösserung des ganzen Radius des Cambiums als gegeben anzunehmen, da es ihm nur darauf ankam, zu bestimmen, nach wie viel Theilungen senkrecht zum Radius eine ihm parallele Theilungswand im Cambium auftritt, und so das mehr oder minder deutliche Hervortreten radialer Zellreihen in der Markscheide, im Holz und in den verschiedenen Theilen der secundären Rinde dicotyler Holzpflanzen aus den bei ihrer Entstehung stattfindenden Wachsthumsvorgängen zu erklären.

Meine Aufgabe ist eine wesentlich andere. Für eine allgemeine Betrachtung der Wachsthumsvorgänge, die in einer ebenen kreisförmigen Scheibe, dem Querschnitt eines cylindrischen Organes, stattfinden können, ist es nöthig, zu untersuchen, in welcher Weise alle einzelnen concentrischen Zonen derselben sich an der Vergrösserung der ganzen Kreisscheibe betheiligen. Es ist a priori klar, dass dies in der verschiedensten Weise geschehen kann. Ich will hier nur an den Unterschied zwischen solchen Organen erinnern, die auf dem ganzen Querschnitt in die Dicke wachsen, und andern, die einen mittleren sich nicht mehr vergrössernden Holzcylinder besitzen. Denken wir uns zum Zweck der geometrischen Orientirung den Querschnitt durch aequidistante concentrische Kreise und Radien in Flächenelemente von gleichem radialen und peripherischen Durchmesser zerlegt, so kann man diese Flächenelemente, wenn sie klein genug sind, als Quadrate betrachten. Ihre Seiten sind gleich und parallel.

1) Als Dissertation der philos. Facultät zu Würzburg vorgelegt im Juni 1877.

2) »Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Cupuliferen«. München 1864. p. 13 ff.

Digitized by Google

Fig. 1.

Fig. 2.

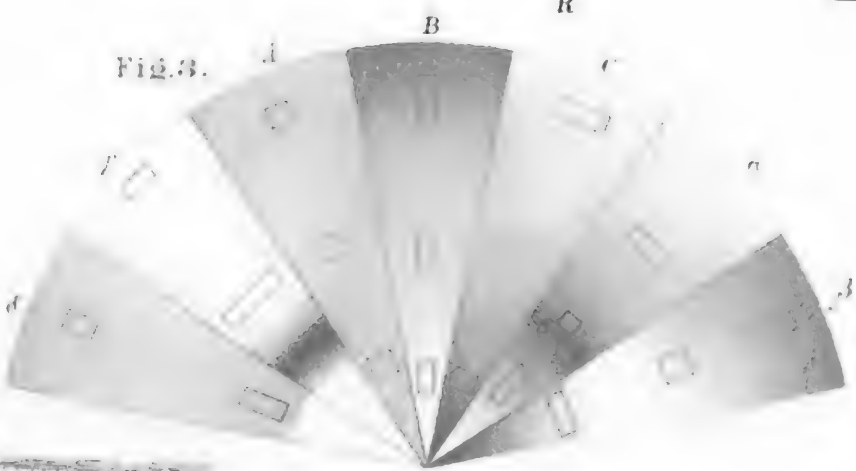


Fig. 3.

Fig. 4.

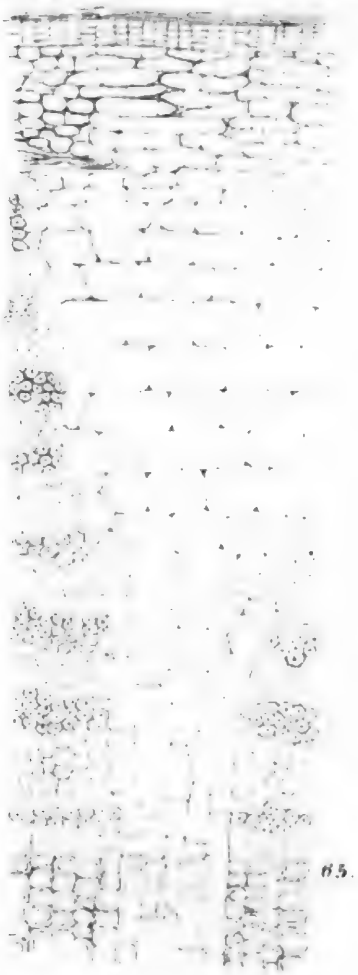
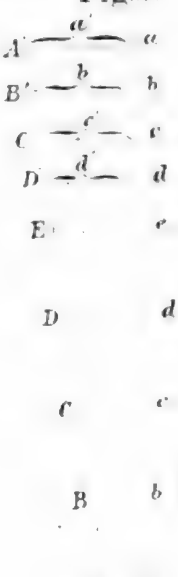


Fig. 5.



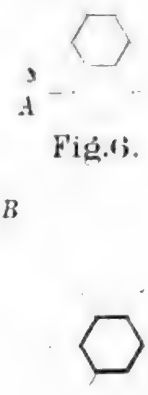
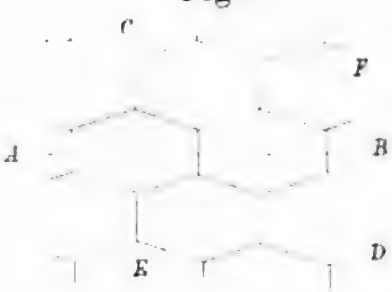


Fig. 6.

Fig. 7.



Digitized by Google

Taf. II.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Digitized by Google

Die peripherischen Seiten fallen mit der Tangente zusammen. Ich bezeichne sie daher im Folgenden immer als tangential und spreche im selben Sinne von einem tangentialen und einem radialen Durchmesser der Flächenelemente.

Wenn wir von etwa auftretenden Torsionen absehen, können wir jede Vergrösserung des Querschnitts eines cylindrischen Organes auf ein Wachsthum des radialen und des tangentialen Durchmessers seiner Flächenelemente zurückführen, und da die Form des Querschnitts und die concentrische Anordnung der Flächenelemente erhalten bleiben soll, also alle gleichweit vom Centrum entfernten Flächenelemente sich in gleicher Weise verhalten, so genügt für jede Entfernung vom Mittelpunkte die Betrachtung eines einzigen. Bei demselben radialen Wachsthum eines Flächenelements ist natürlich ein sehr verschiedenes tangentiales Wachsthum desselben möglich. Die quadratischen Flächenelemente werden so zu je nach den Umständen radial oder tangential gestreckten Rechtecken, und nur in einem ganz bestimmten leicht ersichtlichen Falle bleiben sie Quadrate.

Machen wir die Voraussetzung, dass die Continuität der Querschnittsfläche erhalten bleiben soll, so ist das tangentiale Wachsthum eines Flächenelements wegen des constanten Verhältnisses von Radius und Peripherie durch die Vergrösserung seines Radius bestimmt.

Diese Zunahme des Radius ist eine Folge des radialen Wachsthums der anderen innern Flächenelemente. Durch dasselbe wird ein weiter nach aussen gelegenes Flächenelement in eine grössere Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, und es muss nun, da sonst ja die ganze Scheibe sich in getrennte radial ausstrahlende Reihen von Flächenelementen auflösen würde, ein tangentiales Wachsthum jedes Flächenelements erfolgen, das durch die Umfangszunahme des Ringes, in dem dasselbe liegt, bestimmt wird. Wir sind also im Stande, bei gegebener Vertheilung des radialen Wachsthums das zugehörige tangentiale Wachsthum jedes Flächenelements zu berechnen. Ich habe daher das radiale Wachsthum der Flächenelemente meiner Betrachtung zu Grunde gelegt und werde zeigen, wie unter gewissen einfachen Voraussetzungen über die Vertheilung desselben in den verschiedenen concentrischen Ringen radiales und tangentiales Wachsthum in jeder Entfernung vom Mittelpunkt sich zu einander verhalten, und welche Formänderungen dem entsprechend die Flächenelemente erleiden müssen.

Mit Hülfe der so gewonnenen Sätze können wir aber auch umgekehrt aus gegebenen Formänderungen der Flächenelemente einen Rückschluss auf die unter diesen Verhältnissen stattfindende Vertheilung der radialen Einlagerung machen. Betrachten wir nämlich die Querschnitte der Zellen eines cylindrischen Organes als Flächenelemente der von dem Querschnitt des ganzen Organes gebildeten Kreisscheibe, so sind wir im Stande, aus den beobachteten Form- und Grössenänderungen der Zellen uns eine Vorstellung

Digitized by Google

über die Vertheilung der radialen Einlagerung innerhalb des betreffenden Organs zu bilden. Nicht selten wird jedoch durch auftretende Theilungswände, die in ihrer Richtung und Häufigkeit durch die allgemeinen Zelltheilungsgesetze [1]) bedingt sind, das Erkennen der Form erschwert, welche die Zellen angenommen hätten, wenn die Theilungen in ihnen unterblieben wären. Doch ist es in manchen Fällen auch an älteren Pflanzentheilen noch möglich, aus der gegenseitigen Lagerung der Zellen und der verschiedenen Dicke ihrer Wände die Form zu erkennen, welche die Zellen angenommen hätten, wenn keine Theilungen in ihnen aufgetreten wären. Zugleich bieten uns diese Theilungen ein Mittel, die Anordnung der Zellen am Querschnitt cylindrischer Organe geometrisch zu erklären, wie dies Nägeli ja schon in einem speciellen Falle gethan hat. Alle folgenden Ableitungen sind ohne Rücksicht auf etwa auftretende oder unterbleibende Zelltheilungen gemacht. Sollte es mir nun gelingen, den Leser zu überzeugen, dass die Wachsthumsvorgänge auf dem Querschnitt eines cylindrischen Organes, vollständig unabhängig von etwa stattfindenden Zelltheilungen, ganz anderen Bedingungen unterliegen, so hoffe ich damit eine neue Widerlegung der seit Schleiden verbreiteten und noch immer von einigen Schriftstellern festgehaltenen Ansicht zu liefern, dass das Wachsthum in manchen Fällen durch Zelltheilungen bedingt werde, und dass man unterscheiden müsse zwischen Wachsthum mit und Wachsthum ohne Zelltheilungen.

In derselben Weise lassen sich die Formänderungen grosser regelmässig im Gewebe vertheilter Intercellularen zur Beurtheilung der Wachsthumsvorgänge benutzen.

Dagegen stossen wir auf grosse Schwierigkeiten, wenn wir die Entstehung der Intercellularen zu deuten suchen. Denn hier handelt es sich um mechanische Vorgänge von oft sehr complicirter Natur. Dadurch dass das Wachsthum des Radius der Zellschichten nicht dem ihres Umfanges entspricht, wird nicht sofort eine Trennung der einzelnen Zellen bewirkt, sondern erst wenn der gegenseitig ausgeübte Zug einen bestimmten Höhepunkt erreicht hat, können Zerreissungen des Gewebes auftreten.

Nur in vollkommen homogenen Geweben, deren Zellhäute ebenso leicht in radialer als in tangentialer Richtung spalten, könnte man aus dem Auftreten der Intercellularen auf die Richtung des sie hervorrufenden Zuges schliessen. Für die Erweiterung der so gebildeten Intercellularen und somit für die Bildung von grösseren radialen oder tangentialen Spalten ist ausserdem die Lagerung der Zellen in radialen oder tangentialen Reihen von grosser Bedeutung. Da die Ränder eines vorhandenen Spaltes wie Hebelarme wirken und da somit die Trennung der Theilchen eines homo-

---

1) cf. Sachs. »Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.« Würzburg 1877. p. 5 ff.

Digitized by Google

genen Körpers in der Richtung des Spaltes den geringsten Kraftaufwand erfordert, so müssen Spalten in einem homogenen Gewebecylinder mit radialer oder tangentialer Reihenlagerung der Zellen, dessen Theilchen durch äussere Kräfte in verschiedenen Richtungen dieselbe Spannung erfahren, sich besonders in Richtung der Zellreihen verlängern, da sie in anderen Richtungen alsbald auf eine zu ihnen senkrechte Zellwand treffen und alsdann die Hebelwirkung der Spalträndcr sich auf ein Minimum reducirt. Diese Gründe zwingen zur grössten Vorsicht bei der Deutung der bestehenden Verhältnisse. Nie darf man aus dem Verlauf der Intercellularen ohne Weiteres den Schluss ziehen, es wäre ein senkrecht zu ihnen wirkender Zug zur Zeit ihrer Entstehung im betreffenden Gewebe wirksam gewesen. An der Hand vorsichtiger Erwägungen sind sie aber ein sehr wichtiges und in manchen Fällen das einzige Mittel, mit Hülfe dessen wir uns eine Vorstellung über die Spannungsverhältnisse und die sie hervorrufenden Wachsthumsvorgänge innerhalb eines Gewebes bilden können.

Beobachtete Spannungen weisen immer auf die oben erwähnte Ungleichförmigkeit in der Grössenzunahme der Zellen hin. Ist man dagegen nicht im Stande, Spannungen in einem Gewebe aus Dimensionsänderungen und Intercellularen nachzuweisen, so darf man daraus durchaus nicht schliessen, es wären überhaupt keine Spannungen in demselben vorhanden oder vorhanden gewesen. Ob Spannungen in einem Gewebe sich experimentell durch Dimensionsänderungen bei Trennung der Gewebeschichten constatiren lassen, hängt von der Dehnbarkeit und Elasticität der gespannten Theile ab. Ob man sie aus der Bildung von Intercellularen erschliessen kann, ist ausserdem auch von der Turgescenz der betreffenden Zellen und der Festigkeit ihrer Membranen bedingt.

Nägeli zeigte zuerst in der Wachsthumsgeschichte der Stärkekörner [1]) die Wichtigkeit der mit dem Wachsthum der Schichten stets verknüpften Spannungen zwischen den einzelnen Molecülen jeder Schicht, sowie zwischen den einzelnen Schichten für die mechanische Beurtheilung dieser Wachsthumsvorgänge. Die dort abgeleiteten Sätze werden dann [2]) von ihm und Leitgeb ganz allgemein auf die Spannungen in wachsenden Geweben angewandt, und man findet so, dass die mehr minder weitgehende Ausgleichung der Spannungen in wachsenden Pflanzentheilen durch das dem ausgeübten Zuge folgende Wachsthum wesentlich eine Folge dieser Spannungen ist. Ebenso wie wir aktive und passive Spannungen der Gewebe an jedem wachsenden Organ unterscheiden können, müssen wir also auch zwischen aktiv und passiv wachsenden Geweben unterscheiden. Bei dem

1) Stärkekörner, pg. 289—331.

2) Nägeli und Leitgeb. »Entstehung und Wachsthum der Wurzeln«. München 1867. pg. 91.

Digitized by Google

Wachsthum der ersten Art wird die Einlagerung neuer Zellstoffmoleküle in die Zellmembran nur durch Kräfte, die innerhalb der wachsenden Zelle ausgelöst werden, hervorgerufen und bedingt, während bei dem passiven Wachsthum Spannungen der Zellhaut durch in Bezug auf die wachsende Zelle äussere Kräfte eine wesentliche Rolle spielen [1]). Gerade das Dickenwachsthum der cylindrischen Organe bietet in dieser Beziehung eine grosse Anzahl sehr lehrreicher Beispiele.

Die Formänderungen der Zellen einer ebenen kreisförmigen Scheibe (des Querschnitts eines cylindrischen Organes) werden durch das Verhältniss der radialen und der tangentialen Einlagerung in verschiedenen Entfernungen vom Mittelpunkt bedingt. Sind radiale und tangentiale Einlagerung innerhalb eines Flächenelements gleich, so behält dasselbe seine quadratische Form; überwiegt die Einlagerung in einer Richtung, so wird das Flächenelement zu einem in dieser Richtung gestreckten Rechteck. Es ist nun leicht, unter gegebenen Voraussetzungen über die Vertheilung der radialen Einlagerung auf dem Querschnitt für jeden Punkt der Querschnittsfläche die durch die Continuität der Fläche geforderte tangentiale Einlagerung und somit die unter diesen Bedingungen auftretende Formänderung der Zellen durch Rechnung zu bestimmen. Um den Gang der Darstellung nicht zu sehr zu stören, habe ich diese einfachen Berechnungen in einen Anhang gebracht, wo man dieselben nachsehen möge.

Der Leser möge sich einstweilen unter Flächenelementen quadratische Durchschnitte von Zellen denken, denn sie sind ja die kleinsten Theile der Querschnittsfläche, an denen man noch Form- und Grössenänderungen beobachten kann, sie sind also gewissermassen die natürlichen Flächenelemente des Querschnitts. In Taf. I, Fig. 3 sind aus der grossen Mannigfaltigkeit der denkbaren Fälle von Vertheilung der radialen Einlagerung auf dem Querschnitt einige der einfacheren derart dargestellt worden, dass die Grösse der Einlagerung in radialer Richtung durch die mehr oder minder dunkle Schattirung angedeutet ist, so dass den dunkelsten Stellen ein Maximum radialen Wachsthums, den ganz weiss gelassenen keine Einlagerung in Richtung des Radius entspricht. Zugleich bezeichnen die eingezeichneten Quadrate und Rechtecke die Form, welche anfangs quadratische und gleiche Durchschnitte von Zellen in den entsprechenden Entfernungen vom Mittelpunkt unter den gegebenen Verhältnissen annehmen müssen. Da es nun leicht ist, die hier für Quadrate berechneten Formänderungen auch auf anders geformte Durchschnitte von Zellen zu übertragen und ferner

---

1) Weitere Auseinandersetzungen über diesen Gegenstand findet man: Sachs' Lehrbuch IV. Aufl. pg. 757 ff.

Digitized by Google

die für einzelne Zellen gezeichneten Formänderungen auf alle Zellen des betreffenden Querschnitts auszudehnen, so sind die folgenden Sätze geeignet, deductiv eine geometrische Erklärung für die Zellbilder, welche Querschnitte cylindrischer Organe darbieten, zu geben und zu zeigen, wie in anfangs gleichzelligen Geweben ungleiches radiales Wachsthum [1]) ungleiche Zellschichten hervorbringt.

Der Einfachheit halber bezeichne ich die einzelnen Sätze entsprechend den Sektoren in Taf. I, Fig. 3:

A) Ist die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich gross, so behalten alle Zellen des ganzen Querschnitts ihre ursprüngliche Form.

B) Steigert die radiale Einlagerung sich continuirlich von innen nach aussen fortschreitend, so dass also im Mittelpunkt sich das Minimum, an der Peripherie das Maximum derselben befindet, so nehmen alle Zellen eine radial gestreckte Form an [2]).

C) Andererseits müssen alle Zellen eine tangential gestreckte Form annehmen, wenn die radiale Einlagerung vom Centrum bis zur Peripherie beständig abnimmt [2]).

Wie oben schon mehrfach angedeutet, ist die tangentiale Verbreiterung einer Zelle ganz unabhängig von der radialen Verlängerung derselben, weil nämlich die tangentiale Verbreiterung eine nothwendige Folge davon ist, dass die betreffende Zelle durch die radial wachsenden andern zwischen ihr und dem Centrum des Organes gelegenen Zellen in eine grössere Entfernung vom Mittelpunkt hinausgerückt wird. Dasselbe geschieht mit allen andern Zellen, die mit ihr in demselben Ringe liegen; der Umfang dieses Ringes vergrössert sich, und soll derselbe sich nicht in seine einzelnen Zellen auflösen, so ist es nöthig, dass die tangentialen Seiten der Zellen sich in demselben Verhältniss vergrössern, in dem der Radius des Ringes gewachsen ist. Wächst z. B. der Radius eines Zellringes von 25 auf 40, so verhält sich dementsprechend sein jetziger Umfang zu seinem ursprünglichen wie 40 : 25 oder 8 : 5, und der tangentiale Durchmesser jeder Zelle muss $^8/_5$mal so gross geworden sein, als er anfänglich war. War derselbe anfangs 10, so ist er nunmehr 16 geworden. Wegen der Kleinheit der Zellquerschnitte, verglichen mit dem ganzen Querschnitt des

1) Dieselben Sätze würden sich natürlich unter den nöthigen Annahmen über die Vertheilung des tangentialen Wachsthums herleiten lassen. Doch ist in diesem Falle die Rechnung und die Aufstellung so einfacher Typen, wie bei Zugrundelegung der radialen Einlagerung schwieriger, worüber im Anhang das Nöthige nachzusehen ist.

2) Es ist ersichtlich, dass die in den Sätzen *B* und *C* geforderten Formänderungen der Zellen auch dann stattfinden, wenn die radiale Einlagerung bis zu einer gewissen Entfernung vom Mittelpunkt in allen Flächenelementen gleich ist, und erst dann sich steigert oder abnimmt. Hier findet in der äussern Zone im ersteren Falle radiale, im zweiten peripherische Streckung der Zellen statt.

Digitized by Google

Organes, können wir die im Allgemeinen zu erwartende Differenz im Verhalten der innern und der äussern tangentialen Zellwand unberücksichtigt lassen und also annehmen, dass die Zellen immer rechteckig bleiben. Die Vergrösserung der innern Zellwand wird nämlich durch die Vergrösserung des radialen Durchmessers aller anderen Zellen bedingt, die zwischen der betrachteten Zelle und dem Mittelpunkt des betreffenden Organes liegen, sie ist also vollkommen unabhängig von der Grösse der Einlagerung in den radialen Wänden der Zelle, während der Radius der äussern Zellwand auch noch den radialen Durchmesser der Zelle selbst mit umfasst, also das tangentiale Wachsthum der äussern Zellwand auch durch die radiale Einlagerung innerhalb der Zelle selbst etwas beeinflusst wird.

Doch können wir, wie gesagt, diese Unterschiede ganz unberücksichtigt lassen, und wir betrachten demgemäss die tangentiale Verbreiterung der Zelle als nur resultirend aus der radialen Verlängerung aller andern innerhalb derselben liegenden Zellen. Die radiale Verlängerung der Zelle selbst ist hingegen ganz unabhängig von der radialen Verlängerung der innenliegenden Zellen und also auch von dem tangentialen Wachsthum derselben Zelle.

Beide zusammen bestimmen die Form der Zelle.

Die Sätze *B* und *C* sind die allgemeineren. *A* ist nur der Grenzfall von beiden. Die unter den in *B* und *C* gemachten Voraussetzungen auftretenden Formänderungen der Zellen glaube ich am besten an einem Zahlenbeispiel verständlich machen zu können. Ich möchte bei dieser Gelegenheit noch einmal die 3 folgenden, die Form der Zellen bestimmenden Momente hervorheben:

1. Die Zelle verlängert sich selbst in radialer Richtung.
2. Ihre Entfernung vom Mittelpunkt des Organs wird durch die radiale Verlängerung der andern innerhalb derselben liegenden Zellen vergrössert.
3. Die geforderte Continuität der Fläche erheischt eine tangentiale Verbreiterung der Zelle, die der Vergrösserung ihres Abstandes vom Mittelpunkt direct proportionirt ist.

I, II, III, IV, V seien 5 quadratische Zellquerschnitte, deren radiale und tangentiale Seiten gleich 10 sind, der Abstand der Zelle V vom Centrum ist also 40. Bei einer von innen nach aussen sich steigernden radialen Einlagerung sollen die radialen Durchmesser der Zellen folgende Längen annehmen:

I	II	III	IV	V
12	16	22	30	40.

Der Abstand der Zelle V vom Mittelpunkt ist nunmehr 80 geworden, d. h. er hat sich verdoppelt, und demgemäss müssen auch ihre tangentialen Seiten auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge gewachsen sein. Die Zelle ist zu einem radial gestreckten Rechteck geworden; die Länge

Digitized by Google

ihrer radialen Seiten ist 40, die ihrer tangentialen 20 geworden. Allgemein können wir das Verhalten von nach dem Typus *B* wachsenden Kreisscheiben folgendermassen bezeichnen: Jede Zelle der Scheibe wird durch die radiale Verlängerung der andern innen liegenden Zellen, die sich sämmtlich weniger verlängern wie sie, in eine Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, die geringer ist als diejenige, in der sie ihre isodiametrische Form behalten würde. Daher ist das tangentiale Wachsthum derselben geringer als das radiale, und sie muss also eine radial gestreckte Form annehmen.

Nimmt die radiale Einlagerung von innen nach aussen ab, so können z. B. die radialen Durchmesser der 5 obigen Zellen folgende Grösse annehmen:

I	II	III	IV	V
50	32	22	16	12.

Der Abstand der Zelle V vom Mittelpunkt wächst von 40 auf 120, er verdreifacht sich, und demgemäss müssen die tangentialen Seiten der Zelle ebenfalls auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Länge wachsen. Während der radiale Durchmesser der Zellen sich nur von 10 auf 12 vergrössert hat, ist der tangentiale von 10 auf 30 gewachsen. Ueberhaupt ist im Falle *C* die aus der radialen Verlängerung der andern innern Zellen resultirende Entfernung einer Zelle vom Mittelpunkt des Querschnitts stets grösser als diejenige, in der sie ihre isodiametrische Form beibehalten würde.

Die in *B* und *C* gemachten Voraussetzungen über die Vertheilung der radialen Einlagerung involviren, dass im ersteren Falle die peripherischen Zellen, im zweiten die centralen sich am meisten radial verlängern. Welche Zellen dagegen die grösste Ungleichheit in ihren radialen und tangentialen Dimensionen zeigen, das hängt nur von der Art ab, wie die radiale Einlagerung von innen nach aussen sich steigert oder abnimmt. Nur in ganz speciellen Fällen zeigen alle Zellen des Querschnitts dasselbe Verhältniss ihrer radialen und tangentialen Seiten, d. h. sie werden alle zu ähnlichen Rechtecken. Einen sehr einfachen derartigen Fall habe ich im Anhang berechnet, wo die radiale Einlagerung sich so von innen nach aussen steigert, dass die radiale Seite jeder Zelle sich zu ihrer tangentialen verhält wie 3 : 2.

Alle andern Vorkommnisse lassen sich als Combinationen von nach diesen Typen wachsenden concentrischen Flächen mit einander und mit solchen ohne radiale Einlagerung auffassen, von denen ich einige in den Sectoren α—δ (Taf. I, 3) dargestellt habe.

Die an dieselben sich anknüpfenden Sätze sind:

α) Steigert sich die radiale Einlagerung vom Centrum bis zu einer mittleren Zone, in der sie ein Maximum erreicht (Vertheilung der

Digitized by Google

radialen Einlagerung nach *B*) und nimmt sie von dort aus bis zur Peripherie beständig ab (Vertheilung der radialen Einlagerung nach *C*), so findet sich ausserhalb des Maximums eine Zone, in der die Zellen isodiametrisch bleiben. Alle weiter nach innen liegenden Zellen sind radial, alle in grösserer Entfernung vom Mittelpunkt befindlichen sind tangential gestreckt.

β) Liegt hingegen in einer mittleren Zone ein Minimum radialer Einlagerung, von dem aus dieselbe sich gegen die beiden im Centrum und an der Peripherie befindlichen Maxima fortwährend steigert (Combination einer centralen nach dem Typus *C* mit einer äusseren nach dem Typus *B* wachsenden Fläche), so liegt auch hier ausserhalb des Minimums eine Zone von Zellen, die isodiametrisch bleiben, alle weiter innen befindlichen Zellen strecken sich tangential, alle weiter nach aussen gelegenen radial.

Wie wir oben sahen, wird bei von innen nach aussen sich steigernder radialer Einrichtung jede Zelle in eine Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, die kleiner ist als diejenige, in die hinein verschoben sie isodiametrisch bleiben würde. Andrerseits wird bei von innen nach aussen abnehmender radialer Einlagerung der Radius der Zellschichten grösser, als er bei in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleicher radialer Einlagerung geworden wäre. Es ist daher klar, dass bei einer Combination von nach dem Typus *B* und *C* wachsenden Zellschichten in der Art, wie sie eben für α und β auseinander gesetzt ist, es einen mehr oder minder breiten Ring von Zellen geben muss (selbstverständlich der äussern Zellschicht angehörend), die gerade in eine solche Entfernung vom Mittelpunkt gelangen, dass ihr Radius in demselben Verhältniss grösser geworden ist, in dem sie selbst sich durch die radiale Einlagerung verlängert haben. Da die Zellen dieser Zone sich in gleicher Weise radial und tangential vergrössern, bezeichne ich dieselbe im Folgenden kurz als die indifferente Zone. Je nach der Vertheilung der radialen Einlagerung in der äussern und der innern Zellschicht befindet die indifferente Zone sich in mehr minder grosser Entfernung vom Mittelpunkt. Es ist daher recht wohl der Fall denkbar, dass diese Zone auf einem Querschnitt mit der angegebenen Vertheilung der radialen Einlagerung nicht beobachtet wird, sondern es sind alle Zellen radial (α) oder tangential (β) gestreckt, aus dem einfachen Grunde, weil unter den gegebenen Verhältnissen die indifferente Zone in einer Entfernung vom Mittelpunkte liegen würde, die grösser ist als der Radius des untersuchten Organes. Die bei dieser Vertheilung der radialen Einlagerung resultirenden Zellformen sind leicht von den in *B* und *C* entstehenden zu unterscheiden, da ja immer die Zellen an der Stelle, wo das Maximum der radialen Einlagerung sich befindet, sich am meisten radial verlängern. Dies Maximum liegt bei *B* im Centrum, bei *C* liegt es an der Peripherie. Bei α befindet es sich hingegen

Digitized by Google

in einer mittleren Zone zwischen Centrum und Peripherie, und bei β haben wir 2 Maxima, ein centrales und ein peripherisches. In einem Grenzfall ist bei endlicher Entfernung des Maximums der radialen Einlagerung vom Centrum des betreffenden Organes der Radius der indifferenten Zone unendlich gross.

γ) Liegt ein Ring von in radialer Richtung nicht wachsenden Zellen ausserhalb andrer wachsender Zellcomplexe, so müssen die Zellen desselben sich in peripherischer Richtung strecken und zwar jede Zelle bei gegebener Vergrösserung des Radius um so mehr, je kleiner die ursprüngliche Entfernung derselben vom Mittelpunkt ist.

Dies möchte auf den ersten Blick überraschend erscheinen, wird aber leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass 2 gleiche Zellen der äusseren Schicht, die einen verschiedenen Abstand vom Mittelpunkt haben, durch das Wachsthum des innern Gewebes um dasselbe Stück hinausgedrängt werden, dass aber das tangentiale Wachsthum einer Zelle durch das Verhältniss des gewachsenen Radius zum ursprünglichen bestimmt wird.

δ) Centrale Gewebe ohne radiale Einlagerung zeigen natürlich kein tangentiales Wachsthum. Durch ihr Vorhandensein wird aber die Formänderung der Zellen in den sie umgebenden radial wachsenden Schichten in auffallender Weise beeinflusst.

Liegt im Umkreise einer centralen Fläche ohne radiales und tangentiales Wachsthum eine Zone, in der überall dieselbe radiale Einlagerung stattfindet, so nehmen alle Zellen derselben eine radial gestreckte Form an. Je grösser der Radius einer Zellschicht verglichen mit dem der innern nicht wachsenden Fläche ist, desto mehr nähert sich die Form, welche die Zellen annehmen, der ursprünglichen.

Zusatz. Welcher Art auch die Vertheilung der radialen Einlagerung in der äusseren Zone sei, immer müssen die Zellen am innern Rande derselben, wo sie an die centrale sich nicht vergrössernde Kreisfläche angrenzt, weil hier ja keine tangentiale Verbreiterung der Zellen stattfinden kann, eine radial gestreckte Form annehmen. Grosse Aehnlichkeit mit der im obigen Satze erwähnten Formänderung der Zellen hat diejenige, welche eintritt, wenn im Umkreise einer centralen nicht wachsenden Zone eine solche liegt, in der das radiale Wachsthum sich beständig von innen nach aussen steigert (eigentlich nur ein specieller Fall von *B*). Auch in diesem Falle sind alle Zellen der äussern Fläche radial gestreckt. Wegen der überwiegenden radialen Vergrösserung der peripherischen Zellen ist eine Verwechslung dieses Vorkommens mit dem obigen unmöglich. — Nimmt hingegen in dem äussern radial wachsenden Ringe die radiale Einlagerung beständig von innen nach aussen ab, so bleiben die in einer mittleren Zone desselben liegenden Zellen isodiametrisch, die

Digitized by Google

innern werden radial, die äussern tangential gestreckt. Von dem in α behandelten Vorkommen unterscheidet dieser Fall sich dadurch, dass entsprechend der Lage des Maximums radialer Einlagerung die unmittelbar am Rande der nicht wachsenden Scheibe liegenden Zellen die bedeutendste Grössenänderung in radialer Richtung erfahren und dass die radiale Vergrösserung einer Zelle um so geringer ist, je weiter entfernt vom Mittelpunkte des Organes sie sich befindet.

Könnte man Messungen über die Grössenänderungen der Zellen desselben Organes in verschiedenen Altersstufen anstellen, so wäre es leicht, an der Hand der obigen Sätze aus der hieraus zu folgernden Vertheilung der radialen Einlagerung und der entsprechenden tangentialen Einlagerung die beobachteten Formänderungen der Zellen geometrisch zu erklären. Dies ist leider unmöglich, denn nicht nur die Dimensionen der verschiedenen Gewebe, sondern auch die Grösse der Zellen desselben Gewebes findet man bei verschiedenen Individuen und oft sogar an verschiedenen Querschnitten desselben Objects sehr wechselnd. Dagegen zeigen sich die Formänderungen der Zellen entsprechender Gewebe fast ganz unabhängig von individuellen Eigenthümlichkeiten, und indem wir nun umgekehrt aus den Formänderungen der Zellen einen Rückschluss auf die Vertheilung der radialen Einlagerung machen, folgern wir, dass dieselbe in den entsprechenden gleichaltrigen Organen derselben Pflanze constant und unabhängig von individuellen Eigenthümlichkeiten ist. Die beobachteten Formänderungen der Zellen sind, wie die obigen Sätze beweisen, nur bei einer ganz bestimmten Vertheilung der radialen Einlagerung möglich. Wir sind daher im Stande, mit Hülfe derselben uns einen Aufschluss über die Vertheilung der radialen Einlagerung zu verschaffen. Freilich kann man, wie leicht verständlich, die obigen Sätze nicht allgemein umkehren, so dass man also aus den beobachteten Formen der Zellen auf dem Querschnitt eines anfangs gleichzelligen cylindrischen Organes ohne weiteres einen Rückschluss auf die Vertheilung der radialen Einlagerung machen dürfte. Doch ist es im Allgemeinen immer leicht, aus der geringen Zahl von Vertheilungsweisen der radialen Einlagerung, auf welche die beobachteten Zellformen hinweisen, bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Grössenänderungen der Zellen, die in einem bestimmten Fall vorliegende Vertheilung der radialen Einlagerung zu erschliessen. Wir sahen z. B. oben, dass radial gestreckte Zellen auf dem ganzen Querschnitt sowohl bei stetiger Steigerung der radialen Einlagerung von innen nach aussen auftreten können, als auch dann, wenn die radiale Einlagerung in einer innern Schicht sich so steigert und in einer äussern Schicht so abnimmt, dass die indifferente Zone in einer Entfernung vom Mittelpunkt liegen würde, die grösser als der Radius des betreffenden Querschnitts ist. Finden wir nun aber gleichzeitig, dass von allen Zellquerschnitten die am Umfange des Organes liegenden die längsten sind (radial), so ist hiermit bewiesen,

Digitized by Google

dass im vorliegenden Falle die radiale Einlagerung sich von innen nach aussen continuirlich steigerte.

Weitere derartige Fälle werden wir in den folgenden Beispielen kennen lernen.

Im hypocotylen Glied von Ricinus communis findet man, wenn man Querschnitte desselben aus dem reifen trocknen Samen untersucht, die Taf. II, Fig. 1 für eine Lamelle interfascicularen Gewebes dargestellte Anordnung der Zellen. Die Zellen der Epidermis sind in radialer Richtung gestreckt. Rinde und Mark werden aus regelmässig polygonalen Zellen gebildet. An der Grenze findet man eine Schicht kleinerer Zellen (*c* Taf. II, 1). Diese sowohl als die angrenzenden Rinden- und Markzellen sind etwas in radialer Richtung gestreckt. Taf. II, 2 zeigt uns den Querschnitt desselben Gewebes von einer andern Keimpflanze, die ihre Cotyledonen schon vollständig entfaltet hat. Der Durchmesser des hypocotylen Gliedes ist während der Keimung ungefähr auf das Vierfache gewachsen. Während dieser Zeit sind fast gar keine Zelltheilungen auf dem Querschnitt zu beobachten, und die Zellen des ganzen Organes haben sich entsprechend der Umfangszunahme desselben vergrössert, ohne ihre Form zu ändern. Es war also nach Satz *A* die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe. Nur die Zellen der Epidermis haben ihre Form geändert. Anfangs radial gestreckt, sind sie nunmehr quadratisch geworden. Während der ersten Stadien der Keimung behielten auch sie ihre Form bei, in ihnen war also die radiale Einlagerung derjenigen im ganzen innern Gewebecylinder gleich. Dann aber beginnen sie sich in peripherischer Richtung zu strecken (geringere radiale Einlagerung als in den übrigen Zellen des Querschnitts; Satz *C*, Anm.), und man kann direkt beobachten, dass das radiale Wachsthum der Epidermiszellen bald vollständig erlischt, dieselben müssen also nach Satz γ in peripherischer Richtung, der Vergrösserung des innern Gewebes folgend, wachsen, wie man dieses auch überall beobachten kann. Haben sie dabei eine gewisse Grösse überschritten, so treten fast immer in ihnen radiale Theilungswände auf, eine secundäre durch das Wachsthum der Zellen bedingte Erscheinung. Dies ist ganz allgemein das Verhalten der Epidermis, und ich werde dieselbe daher im Folgenden bei der Darstellung der an anderen Querschnitten beobachteten Wachsthumsverhältnisse ganz unberücksichtigt lassen.

Kurz vor der Ausbildung des Cambiumringes strecken die äussersten Zellen der Rinde sich in peripherischer Richtung, es findet also in der Rinde, am äussersten Rande derselben beginnend und von aussen nach innen fortschreitend, eine Abnahme der radialen Einlagerung statt (Satz *C*, Anm.). Während der Ausbildung des Cambiumringes und des nun folgenden cambialen Dickenwachsthums des Organes strecken die Zellen der Rinde sich immer mehr in tangentialer Richtung und zwar die innersten

Schichten am meisten (Taf. II, Fig. 3). Diese Formänderung tritt nach Satz γ dann in einem äussern Ringe von Zellen auf, wenn in demselben keine radiale Einlagerung stattfindet, während seine Entfernung vom Mittelpunkt des betreffenden Organes sich durch das Wachsthum des innern Gewebes fortwährend vergrössert. Der Mangel der radialen Einlagerung in der primären Rinde während des cambialen Dickenwachsthums folgt auch direkt aus der Beobachtung, dass dieselbe während dieser Zeit nicht dicker wird. Es scheint sogar, als ob durch die peripherische Zerrung und den radialen Druck, die von dem innern sich vergrössernden Gewebe auf die Rinde ausgeübt werden, die Dicke derselben merklich vermindert würde, und als ob so auch diese Factoren einen sichtbaren gleichsinnigen Einfluss auf die Formänderungen der Rindenzellen ausübten. Wenn die Zellen eine gewisse Grösse überschritten haben, treten in ihnen radiale Theilungswände auf. (Man vergleiche Taf. I, 4 oben, die primäre Rinde des Stammes von Anona cherimolia.) Die Zellen des Marks vergrössern sich, ohne ihre Form zu ändern. Im Mark ist also noch die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich. Ueber die Formänderungen der cambiumbildenden Zellen werde ich weiter unten reden.

Ein wesentlich anderes Bild bietet der Querschnitt des Stammes von Clematis montana, Clematis recta, Aristolochia Sipho u. a.

Taf. II, Fig. 4 zeigt uns den Querschnitt des interfascicularen Gewebes aus einem Internodium von Clematis montana kurz vor Bildung des Cambiums. Das auch hier anfangs gleichzellige Gewebe vergrössert sich eine Zeit lang ohne wesentliche Formveränderung der Zellen, also durch in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleiche radiale Einlagerung. Dann beginnt aber, während die inneren Zellen des Marks noch fortfahren, sich wenn auch nur unbedeutend ohne Aenderung ihrer Form zu vergrössern, ein breiter Ring von theils dem Mark, theils der Rinde angehörigen Zellen sich radial zu strecken. Am meisten verlängern sich die bei *M* liegenden Zellen. Darüber hinaus nimmt die radiale Streckung der Zellen beständig ab, es folgt eine Schicht isodiametrischer Zellen (*i*) und die äussersten Rindenzellen endlich sind etwas in peripherischer Richtung gestreckt. Nach Satz α haben wir hier im Centrum und an der Peripherie eine Verminderung der radialen Einlagerung. Das Maximum derselben liegt bei *M*, die indifferente Zone bei *i*. Entsprechend dem citirten Satze zeigen auch noch eine Anzahl von ausserhalb *M* liegenden Zellen bei geringerer radialer Vergrösserung eine Streckung in der Richtung des Radius. Da nicht alle Zellen bis zum Mittelpunkt des Organs radial gestreckt sind, vielmehr in einer mittleren Zellfläche dieselben isodiametrisch bleiben, so schliessen wir hieraus, dass die radiale Einlagerung nicht continuirlich vom Centrum bis in die Gegend von *M* sich steigert, sondern eine centrale Schicht von Zellen zeigt in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe radiale Einlagerung und am Rande derselben, bei

Digitized by Google

N, beginnt die Steigerung der radialen Einlagerung, die sich hier sofort durch die radiale Streckung der Zellen bemerklich macht[1]).

Zur Zeit, wo in der Zone $x\ y$ das Cambium sich ausbildet, vergrössern weder die Zellen der Rinde noch die des Marks sich in radialer Richtung. Die Wandungen der letzteren verholzen von aussen nach innen fortschreitend. Auch in der Rinde bildet sich ein die halbe Breite derselben einnehmender geschlossener Ring von verholzten Zellen aus. Dieselben wachsen aber ebenso wie die übrigen Rindenzellen in peripherischer Richtung, sie werden gleich jenen allmählig isodiametrisch und nehmen dann eine peripherisch gestreckte Form an. Bei weitergehendem cambialen Dickenwachsthum bekommen, wie man dies besonders gut an der Rinde der Zweige von Aristolochia Sipho beobachten kann, einzelne in radiale Reihen geordnete Zellen einen feinkörnigen trüben Inhalt, ihre vorher verholzten Membranen zeigen nunmehr die gewöhnlichen Cellulosareactionen und sie allein wachsen nun in tangentialer Richtung, durch radiale Theilungswände sich in concentrische Zellreihen auflösend. Was der Rinde dieser Pflanzen besonders einen so fremdartigen Charakter verleiht, ist, dass die inneren Zellschichten derselben, nachdem schon ein mehr minder beträchtlicher Holzkörper sich ausgebildet hat, radial gestreckt sind, während wir bei fast allen anderen Pflanzen gewohnt sind, gerade diese Zellschichten in peripherischer Richtung gestreckt zu sehen (Taf. II, 3). Dies hat zunächst seinen Grund darin, dass zur Zeit, wo das cambiale Dickenwachsthum beginnt, die Vergrösserung des Marks aufgehört hat, während sie bei den anderen Pflanzen meist noch eine Zeit lang fortdauert. Die Vergrösserung des Radius einer Rindenschicht und dem entsprechend ihr tangentiales Wachsthum wird nur durch das radiale Wachsthum der sich zu Cambium umbildenden Zone von Zellen bewirkt, und es ist klar, dass bei gleicher radialer Vergrösserung des Cambiums das tangentiale Wachsthum der Rindenzellen hier viel geringer wie dort sein muss. Dazu kommt noch, dass die Rindenzellen beim Beginn des cambialen Wachsthums hier radial gestreckt sind, dass sie also ein immerhin beträchtliches peripherisches Wachsthum erfahren müssen, ehe sie isodiametrisch werden, d. h. die Form annehmen, welche die Rindenzellen der meisten anderen Pflanzen gleich beim Beginn des cambialen Wachsthums haben.

Die das Cambium bildenden Zellen strecken sich stets radial (Taf. II, Fig. 3), in ihnen ist also immer die radiale Einlagerung grösser als im Mark (Anmerkung zu Satz B). In den radial gestreckten cambiumbildenden Zellen treten nun tangentiale und radiale Theilungswände auf.

---

1) Ganz ebenso ist wahrscheinlich die Vertheilung des radialen Wachsthums im hypocotylen Glied von Ricinus communis zur Zeit, wo beim Reifen des Samens das Wachsthum in demselben erlischt. Man vergleiche Taf. II, 1.

Digitized by Google

Die so entstandenen Cambiumzellen sind, weil sie selbst stets in peripherischer Richtung gestreckt sind, und weil sie aus der Theilung radial gestreckter Zellen hervorgehen, immer in radiale Reihen geordnet. Es ist klar, dass bei gleicher radialer Vergrösserung der cambiumbildenden Zellen dieselben um so weniger in tangentialer Richtung wachsen, also um so mehr radial gestreckt erscheinen, je geringer die Vergrösserung der angrenzenden innern Gewebe ist, und desto schärfer tritt auch die Reihenlagerung der Cambiumzellen bei gleichen Dimensionen derselben hervor. Dementsprechend ist auch die Anordnung der aus dem Cambium zur Zeit seines Entstehens und später hervorgehenden Zellcomplexe, wie dies Nägeli (l. c.) nachgewiesen hat. Nur eine schmale Zone von Zellen, die cambiale Zone, zeigt radiale Einlagerung und nur in einer mittleren Schicht derselben, dem Cambium, bleibt dieselbe beständig erhalten, hier theilen die Zellen sich fortwährend. Wegen der raschen Aufeinanderfolge der Theilungen und der Gleichförmigkeit der Theilungswände ist es mir bis jetzt unmöglich gewesen, zu einer klaren Einsicht in die Vertheilung der radialen Einlagerung innerhalb dieses Theiles der cambialen Zone zu gelangen. Die aus der cambialen Zone heraustretenden Zellen zeigen keine weitere Vergrösserung ihrer radialen Wände. Innerhalb der cambialen Zone strecken sowohl gegen den inneren als auch gegen den äusseren Rand derselben hin alle Zellen sich in radialer Richtung. Wir haben hier also eine Zone mit vermehrter radialer Einlagerung, die gegen den innern und den äussern Rand derselben erlischt. Die am innern Rande der cambialen Zone aus derselben hervorgehenden Elemente des Holzkörpers zeigen nach dem Aufhören des radialen Wachsthums überhaupt keine Vergrösserung mehr (Satz δ). Anders ist es mit den Elementen der secundären Rinde. In selteneren Fällen (z. B. Wurzel von Chelidonium majus) wachsen fast alle Rindenzellen in peripherischer Richtung. Die äussersten Zellen sind am meisten peripherisch gestreckt, je weiter nach innen, desto geringer ist die Streckung derselben. Die dickeren Zweige und Wurzeln zeigen in gegebener Entfernung vom Centrum viel weniger peripherisch verbreiterte Zellen als die entsprechenden dünneren Organe derselben Pflanze. Dies ist unmittelbar verständlich, wenn man bedenkt, dass im letzteren Falle eine viel geringere Vergrösserung des inneren Gewebes genügt als im ersteren, um den ursprünglichen Abstand einer Rindenzelle beispielsweise zu verdoppeln. Man kann, wie leicht ersichtlich, nicht nur für jede einzelne Rindenzelle die Entfernung vom Mittelpunkt bestimmen, in der sie ihre Breite beliebig vervielfachen muss, sondern es ist auch, wenn man weiss, wie breit die Zone von Rindenzellen ist, die sich bildet, wenn der Radius des Organs sich um ein gegebenes Stück vergrössert, leicht, durch Construction sich eine Anschauung von den erfolgenden Grössenänderungen der Rindenzellen zu machen. Bei Construction der Fig. 5, Taf. 1 wurde angenommen, dass zur Zeit, als das

Digitized by Google

Cambium bei A lag, radiale Einlagerung nur noch in der cambialen Zone, nicht aber im weiter nach innen gelegenen Gewebe (Mark) stattfand, und dass der radiale Durchmesser der gebildeten Holzschichten doppelt so gross war als derjenige der gleichzeitig entstehenden Rindenschicht. Als das Cambium bei A lag, wurde eine Rindenschicht von der Breite a (tangential) gebildet. Dann wuchs der Radius der so gebildeten Rindenschicht um $A\,B + A'\,B'$, das nun bei B liegende Cambium bildete einen Ring von Rindenzellen von der Breite b u. s. w. Wüchsen die Rindenzellen nicht in peripherischer Richtung, so müsste die Rinde radiale Risse bekommen und die den einzelnen Sectoren entsprechenden Rindenlagen müssten sich keilförmig nach aussen zuschärfen (Fig. 5, rechts). Durch das peripherische Wachsthum der Rinde wird aber a zu a', b zu b', c zu c' u. s. w. Denken wir uns nun statt der Linien a, b, c, d Reihen von quadratischen Zellen, die alle gleich gross sind, so ist klar, dass dieselben sich im Verhältniss

$a' : a = A'\,M : A\,M$,

$b' : b = B'\,M : B\,M$,

$c' : c = C'\,M : C\,M$ u. s. w. in peripherischer Richtung strecken müssen. Die so entstehenden Rechtecke geben uns, in einen Sector eingetragen, ein Bild, das dem Zellnetz einer Rinde vollkommen entspricht.

In der secundären Rinde der meisten Pflanzen wachsen nur an gewissen den Spiegelfasern des Holzes entsprechenden Stellen der Peripherie die Rindenzellen in tangentialer Richtung (Rindenstrahlen), die zwischenliegenden Gewebe-Lamellen schärfen sich nach aussen keilförmig zu (Rinde von Anona cherimolia Taf. I, 4), was mit den obigen Deductionen übereinstimmt. Die Zellen der Rindenstrahlen findet man hier viel mehr in peripherischer Richtung gestreckt als die Rindenzellen in dem oben behandelten Falle, und zwar ceteris paribus um so mehr, ein je grösserer Theil der Peripherie von Dauergewebe eingenommen wird. Die peripherische Vergrösserung der Rinde, an der in jenem Falle alle Rindenzellen sich betheiligen, resultirt hier nur aus dem tangentialen Wachsthum eines Theiles der Rindenzellen, und dieselben müssen sich natürlich um so mehr in peripherischer Richtung strecken, je geringer der von ihnen eingenommene Raum im Verhältniss zum Umfang der ganzen Rinde ist.

Wegen der bedeutenden peripherischen Streckung dieser Zellen und der alsbald in ihnen auftretenden radialen Theilungswände verschwindet die ursprüngliche radiale Reihenordnung derselben rasch und in den äussern Rindenschichten verhältnissmässig dünner Stämme und Wurzeln findet man immer eine concentrische Reihenordnung der Rindenzellen (Taf. I, 4).

Ueberhaupt lässt sich leicht einsehen, dass, wenn die Voraussetzung gemacht wird, dass die Zellen eines Querschnitts, die in Folge der Vertheilung des radialen Wachsthums eine radial oder tangential gestreckte Form annehmen müssen, durch auftretende Theilungswände immer wieder

Digitized by Google

in isodiametrische Zellen zerfallen sollen, im ersteren Falle radiale, im zweiten concentrische Zellreihen auftreten müssen.

Bei günstiger Lagerung anfangs isodiametrischer polygonaler Zellen genügt schon eine sehr geringe radiale oder peripheriale Streckung derselben, um die Anordnung in dieser Richtung besonders stark hervortreten zu lassen. Es ist dies in einer Eigenthümlichkeit unseres Sehens begründet. Wäre z. B. der Querschnitt eines Gewebes aus gleichen regulären Sechsecken gebildet, so können wir dieselben nach 3 um 120° gegen einander geneigten Richtungen zu Reihen verbinden, und ein solches Gewebe macht im Allgemeinen den Eindruck auf uns, als ob die Zellen desselben ungeordnet wären. Sind die Zellen dagegen in der Richtung *A B* (Taf. I, Fig. 7) etwas gestreckt, so überwiegt der Eindruck der Reihenordnung in dieser Richtung so vollständig, dass die gleichfalls stattfindende Anordnung in den Richtungen *E F* und *C D* meist gar nicht zu unserm Bewusstsein gelangt. Ebenso ist es, wenn die Zellen die Form anderer regulärer Polygone haben. Beispiele für dieses Verhalten findet man auf dem Querschnitt fast jedes Pflanzentheiles.

Sehr modificirt werden die Lagerungsverhältnisse der Zellen in der Rinde, wenn eine Anzahl derselben in Dauergewebe übergeht, oder wenn sich weite regelmässige Intercellularen, z. B. Harzgänge, im Gewebe ausbilden.

Ein schönes Beispiel für den Einfluss der frühen Ausbildung von Dauergewebe inmitten noch kräftig wachsender Zellen auf die Form und Anordnung derselben bietet uns die Ausbildung des Gewebes der Markkrone vieler Pflanzen. Wir finden dort die zuerst angelegten Gefässe umgeben von einer Rosette strahlenförmig angeordneter Zellen, die sämmtlich in der Richtung zum Mittelpunkt des Gefässes langgestreckt sind. Schwendener[1]) erwähnt eine ähnliche Anordnung der die Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen auf dem Querschnitt des Stengels von Papyrus antiquorum und weist die mechanische Bedeutung dieser Anordnung für die Erhaltung der Querschnittsform des Stengels nach. Derartige strahlige Anordnungen der Zellen müssen immer entstehen, wenn ein grösserer oder kleinerer Theil des Gewebes zu wachsen aufhört, während in den umgebenden Zellen noch radiale und tangentiale Einlagerung fortdauern. Als einfachsten Fall habe ich bei der Construction der Fig. 6, Taf. I angenommen, dass eine sich in Dauergewebe umbildende sechsseitige Zelle von 6 andern wachsenden Zellen derselben Form umgeben in einem Gewebe liege, in dem radiale und tangentiale Einlagerung gleich sind. In dem Fig. 6, *A* gezeichneten Zustand hat die mittlere Zelle eben ihr Wachsthum beendigt, die sie umgebenden Zellen sind ihr daher noch

1) »Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen«. Leipzig 1874, pg. 88.

Digitized by Google

an Form und Grösse gleich. Dauerte nun in der mittleren Zelle das Wachsthum in derselben Weise wie in den andern fort, so würden wir nach einiger Zeit einen Zustand finden, der nur ein vergrössertes Bild des vorigen wäre, wie dies durch die punktirte Linie in Taf. I, Fig. 6 *B* veranschaulicht wird. Da die innere Zelle sich aber nicht vergrössert, so müssen, damit der Zusammenhang des Gewebes erhalten bleibt, die zu ihr radial gestellten Zellhäute ein vermehrtes Wachsthum zeigen, woraus unmittelbar die Fig. 6 *B* gezeichnete rosettenförmige Anordnung des Ganzen resultirt. Bedenkt man nun, dass der Einfluss des gebildeten Dauergewebes sich häufig nicht nur auf die ihm unmittelbar angrenzenden, sondern auch auf entferntere Zellen erstreckt, und hält man damit das zusammen, was ich oben über die Reihenordnung nach einer Richtung gestreckter Zellen sagte, so wird die bekannte strahlige Anordnung der Parenchymzellen um die Gefässe herum (z. B. im Xylemtheil der Wurzel von Daucus Carota, in der Markkrone des Stammes von Impatiens Royleana u. s. w.) unmittelbar verständlich. Auf dieselbe Weise entstehen im hypocotylen Glied von Ricinus die bogig von dem primären Xylem der Gefässbündel gegen die Rinde ausstrahlenden Reihen von Parenchymzellen. Diese Fälle sind besonders deshalb interessant, da sie uns zeigen, wie gewisse Anordnungen der Zellen, deren Bedeutung für den festen Aufbau des Organes erwiesen ist, aus den bestehenden Wachsthumsverhältnissen mit Nothwendigkeit hervorgehen müssen.

Während so in der Ausbildung von Dauergewebe die Ursache einer vermehrten Einlagerung in der Richtung gegen dasselbe liegt, entstehen andererseits die Harzgänge und die grossen regelmässigen Intercellularen im Gewebe vieler Wasserpflanzen, wenn in den im Umkreise eines Punktes gelagerten Zellen bei fortdauerndem Wachsthum des Gewebes eine Verminderung der gegen diesen Punkt gerichteten Einlagerung stattfindet. Man kann sich das Bild des Querschnittes eines entstehenden Harzganges sehr leicht a priori construiren, wenn man z. B. annimmt, in 4 in einem Punkt zusammenstossenden Zellhäuten eines Gewebes, das sonst gleiche radiale und tangentiale Einlagerung zeigt, sei die Einlagerung geringer als in den übrigen. Dass diese Ansicht richtig ist und die Harzgänge und verwandte Gebilde nicht durch ein vermehrtes Wachsthum im Umkreis des sich bildenden Hohlraums, also auf ihn bezogen in peripherischer Richtung, entstehen, geht schon aus der Form und Grösse der sie umgebenden Zellen und den zeitlichen und räumlichen Verhältnissen ihrer Entstehung hervor. Sie bilden sich nämlich nur in solchen Geweben, die zugleich in radialer und tangentialer Richtung wachsen. Bildung dieser Intercellularen in Geweben mit nur tangentialer Einlagerung oder gar in solchen, deren Wachsthum in beiden Richtungen bereits erlosch, ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends beobachtet worden.

Besonders einfach und schön sind diese Gebilde im saftigen Paren-

chym vieler Wasserpflanzen (Taf. II, Fig. 5, Querschnitt der Wurzel von Acorus Calamus; Fig. 6, Querschnitt des Stammes von Hippuris vulgaris). Hier sind die luftführenden Intercellularen nur durch eine aus einer Zellschicht gebildete Wand getrennt. Schon auf einem sehr frühen Entwickelungsstadium erlischt in den die Intercellularen trennenden Zellmauern die Einlagerung senkrecht zur Oberfläche des Intercellularraumes vollständig. Die Zellmauern wachsen daher ganz in derselben Weise, wie in einem gewöhnlichen Pflanzengewebe die Zellwände, und wir können ebenso, wie wir oben aus den Form- und Grössenänderungen der Zellen die Vertheilung der radialen Einlagerung herleiteten, dieselben Schlüsse auch hier aus den Formänderungen der Intercellularen ziehen. Während der anfänglichen Vergrösserung des ganzen Querschnitts behalten die Intercellularen ihre regelmässige polygonale Gestalt. Es findet also in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe radiale Einlagerung statt (Satz *A*). Dann erlischt das Wachsthum des innern Gefässcylinders und nun beginnt auch eine Formänderung der Intercellularen, die mit der Umfangszunahme des ganzen Organes immer deutlicher wird. In der Wurzel von Acorus strecken dieselben sich sämmtlich radial, während im Stamme von Hippuris nur die innersten radial gestreckt sind, in einer mittleren Schicht bleiben sie isodiametrisch und die äussersten sind peripherisch gestreckt; zugleich zeigt uns die überwiegende Grössenzunahme der innersten Intercellularen, dass hier das Maximum der radialen Einlagerung liegt. Wir haben also hier ausserhalb eines Cylinders ohne radiale Einlagerung von innen nach aussen fortschreitend im ersten Falle (Fig. 5) eine beständige Steigerung, im zweiten eine continuirliche Abnahme der radialen Einlagerung (Zusatz zu Satz δ).

Die obigen Deductionen gingen von der Annahme aus, es geschehe die Einlagerung immer vollkommen den theoretisch geforderten Formänderungen der Flächenelemente entsprechend und die beobachteten Vergrösserungen der Zellen würden nur durch die Einlagerung in die Membranen, nicht aber durch elastische Dehnung derselben bewirkt. Diese Annahme ist auch richtig, so lange es sich darum handelt, aus den Form- und Grössenänderungen der Zellquerschnitte sich eine Vorstellung über die räumliche Vertheilung der radialen und tangentialen Einlagerung zu bilden, denn nur in seltenen Fällen (z. B. in der Rinde der Wurzel von Archangelica officinalis Taf. II, Fig. 7) wird ein so beträchtlicher Theil der Querschnittsfläche von Intercellularen bedeckt, dass die Form und Grösse der Zellen hierdurch in sichtbarer Weise beeinflusst wird.

Anders ist es aber, wenn es sich um eine mechanische Erklärung der stattfindenden Wachsthumserscheinungen handelt, dann kann schon eine sehr geringe Discrepanz in der radialen und tangentialen Einlagerung von grosser Bedeutung sein. Denn durch dieselbe wird immer ein Zug in der Richtung hervorgerufen, in welcher die Vergrösserung der Zellen

auch nur um ein Geringes hinter der theoretisch aus der Correlation von radialer und tangentialer Einlagerung abzuleitenden zurückbleibt. Wie schon in der Einleitung dargethan, ist das Auftreten von Spannungen innerhalb eines in die Dicke wachsenden Pflanzentheiles immer a priori zu erwarten. Ob dieselben sich aber nachweisen lassen, ist eine ganz andere Sache. Denn sowohl sehr dehnbare und dabei fast unelastische, als auch sehr elastische, aber wenig dehnbare Gewebe werden weder durch innere Zerreissungen noch durch Formänderungen, wenn man sie isolirt, uns erkennen lassen, dass ein Zug auf sie ausgeübt wurde. Ist dagegen das gedehnte Gewebe sehr dehnbar und elastisch, so sind wir oft im Stande, die zwischen den verschiedenen Gewebetheilen obwaltenden, mehr oder minder beträchtlichen Spannungen nachzuweisen.

Es ist klar, dass die innerhalb eines Gewebes auf einen Punkt wirkenden Querspannungen sich immer durch zwei senkrecht zu einander wirkende Spannkräfte, eine radiale und eine tangentiale, ersetzen lassen, und zwar kann jede derselben activ (Druck) oder passiv (Zug) sein.

1) Wird ein Gewebe durch einen dasselbe umgebenden Ring von in peripherischer Richtung wachsenden Zellen gedehnt, so findet auf jeden Punkt desselben sowohl in radialer als auch in tangentialer Richtung ein Zug statt.
2) Liegt im Umkreis einer sich vergrössernden Gewebeschicht ein durch dieselbe gespannter Cylindermantel, so wird derselbe überall in peripherischer Richtung gezerrt, in der radialen dagegen comprimirt.

Suchen wir uns nun eine Vorstellung über die Vertheilung der Querspannungen innerhalb eines wachsenden cylindrischen Organes zu bilden, so scheint die einfachste Methode die bisher so vielfach angewandte zu sein. Man legt dünne Querscheiben des zu untersuchenden Organes in einen Wassertropfen auf einer Glasscheibe und halbirt dieselben durch einen scharfen Schnitt. Besitzen die Zellhäute eine hinreichende Dehnbarkeit und zugleich möglichst vollständige Elasticität, so bewirken die momentan stattfindenden Formänderungen der Zellen, wenn man die beiden Hälften wieder zusammenlegt, an gewissen Stellen ein Klaffen der Schnittränder, und man schloss nun, dass an den klaffenden Stellen die betreffenden Gewebepartien vorher in peripherischer Richtung gedehnt waren. Dieser Schluss ist nur dann richtig, wenn in dem zu untersuchenden Organ keine Längsspannungen stattfinden. Durch dieselben werden nämlich die Querspannungen in ganz auffallender Weise modificirt, und untersucht man eine dünne Querscheibe, in der die Längsspannungen so gut wie aufgehoben sind, in der angeführten Weise auf ihre Querspannungen, so ist es klar, dass man an derselben oft Querspannungen finden wird, die mit denen am unverletzten Internodium nicht übereinstimmen. So fand ich dünne Querscheiben aus dem Stamme von

Symphytum officinale ohne Querspannungen. Machte ich dagegen in ein unverletztes Internodium einen Längsschnitt, so zeigte das sehr beträchtliche Klaffen der Schnittränder die Querdehnung der Epidermis und, da der Schnitt auch nach dem Abziehen der Epidermis noch klaffte, auch der Rinde an. Der aus diesem Experiment gezogene Schluss ist richtig, denn durch dasselbe wird die Längsspannung nicht in merklicher Weise vermindert oder modificirt. Da die Längsspannung normal ist (Mark > Holz > Rinde), so begreifen wir nun auch, warum die Epidermis, in einer dünnen Scheibe ohne Längsspannung weit genug für das innere Gewebe, am unverletzten Internodium wegen der starken longitudinalen Dehnung auch in der Querrichtung gedehnt ist, und warum andererseits das Mark hier auch in der Querrichtung comprimirt sein muss. Es können sogar an dünnen Querscheiben Formänderungen sichtbar werden, die, wenn man aus ihnen den Spannungszustand des betreffenden Gewebes ohne weiteres erschliessen wollte, dem factischen Verhalten gerade entgegengesetzte Resultate geben würden. So fand ich an Querscheiben junger Internodien von Rheum die Epidermis am grössten, dort berührten die Schnittränder sich, während sie in ihrer ganzen innern Ausdehnung weit klafften. Da gleichzeitig sehr energische Längsspannungen bestehen, so sind wir bei dem Verhalten der Querscheiben nicht im Stande zu sagen, ob die dort beobachteten Querspannungen trotz der Längsspannungen am unverletzten Internodium fortbestehen, ob sie durch die letzteren gerade compensirt oder in die entgegengesetzten Spannungen umgewandelt werden. Auch hier zeigt ein Längsschnitt, am unverletzten Internodium angebracht, Klaffen der Schnittränder; die Epidermis ist also in der Querrichtung gedehnt. Diese Methode kann uns in allen den Fällen, wo in dehnbaren Geweben die Spannungen nicht durch den Complex von physikalischen Eigenschaften der Zellen, den wir als grosse Wachsthumsfähigkeit bezeichnen, immer wieder ausgeglichen werden [1]), einen Aufschluss über das Bestehen einer peripherischen Dehnung der Rinde geben.

In jedem wachsenden Gewebe üben die einzelnen Zellen vermöge ihres Turgors einen oft sehr beträchtlichen Druck auf einander aus. Ein in einer Richtung auf die Zellen wirkender Zug bewirkt, wenn er eine gewisse Grenze nicht überschreitet, zuvörderst nur eine Verminderung des gegenseitigen Drucks der Zellen in dieser Richtung. Dann aber bei stär-

---

1) Ein sehr hübsches Beispiel bietet uns in dieser Richtung Daucus Carota. Macht man in eine Möhre einen Längsschnitt, der nur die Zellen der primären Rinde von einander trennt, so findet kein Klaffen statt. Wird dagegen auch die secundäre Rinde mit durchschnitten, so zeigt das energische Klaffen der Wundränder die bedeutende Dehnung der secundären Rinde an. Hier findet man also die Verschiedenheit, die man gewöhnlich an verschiedenaltrigen Organen derselben Pflanze oder an verschiedenen Pflanzen beobachtet, an zwei sonst nicht sehr verschiedenen Geweben desselben Organs.

Digitized by Google

kerer passiver Spannung des betreffenden Gewebes macht dieselbe sich auch direct als Zug bemerklich und bewirkt in vielen Fällen die Bildung von Spalten zwischen den einzelnen Zellen. Nicht die Richtung, wohl aber das Vorhandensein von solchen Spalten innerhalb eines wachsenden Pflanzentheils ist theoretisch wichtig. Denn die Richtung derselben steht, wie in der Einleitung auseinander gesetzt, gewöhnlich in keiner directen Beziehung zur Richtung der wirkenden Spannkräfte. Ihr Vorhandensein aber ist ein sicherer Beweis, dass zur Zeit ihrer Entstehung ein mehr minder beträchtlicher Zug von aussen auf das betreffende Gewebe ausgeübt wurde. Die Befürchtung, durch Artefacte getäuscht zu werden (Zerreissung des Gewebes während der Präparation und durch dieselbe), ist in den sehr zahlreichen Fällen ausgeschlossen, wo man, wie im Mark von Aesculus hippocastanum, im Holzparenchym der Wurzel von Archangelica officinalis in der Rinde von Clematis recta u. s. w., ein Auswachsen der umgebenden Parenchymzellen in den gebildeten Hohlraum hinein beobachten kann.

Finden wir nun im centralen nicht mehr wachsenden Gewebe dickerer Wurzeln von Archangelica officinalis (Taf. II, Fig. 7) radial verlaufende Spalten, so wissen wir, dasselbe muss von aussen liegenden Gewebemassen gezerrt sein und zwar ebensowohl in radialer als in peripherischer Richtung (Satz 1). Der radiale Verlauf der Intercellularen hat seinen Grund in der Anordnung der Zellen und vielleicht auch in der geringeren Cohäsion der Zellhäute in dieser Richtung. Da der Bau der Wurzelrinde, deren Zellen gar nicht in radialer Richtung und mit Ausnahme der wenigen äussersten Schichten nur wenig in peripherischer Richtung wachsen, gleichfalls auf das Vorhandensein von radialem Druck und peripherischer Dehnung innerhalb derselben hinweist (man vergleiche Satz 2), so folgt hieraus unmittelbar, dass die auf dem ganzen Querschnitt beobachteten Spannungserscheinungen zurückzuführen sind auf das Wachsthum der cambialen Zone. In derselben findet sowohl radiale als peripherische Einlagerung statt, und zwar geschieht die letztere nicht in dem durch die Vergrösserung des Radius bedingten, sondern in einem grösseren Verhältniss. — Ueberall, wo die cambiale Zone innen an weiches wenig dehnbares Gewebe angrenzt, in dem die radiale und die tangentiale Einlagerung geringer sind, als sie der Umfangszunahme der cambialen Zone entsprechend sein müssten, können wir das Auftreten von Intercellularen im centralen Gewebecylinder beobachten, und hieraus das Vorhandensein von Spannungen (Satz 1) erschliessen, die direct durch's Experiment zu constatiren uns fast immer unmöglich ist. Grenzt dagegen die cambiale Zone im Innern an einen festen Holzkörper, so kann man schon vermuthen, dass auch hier ähnliche Verhältnisse obwalten. Beobachtungen, durch welche diese Vermuthung zur Gewissheit würde, sind aber unmöglich.

Digitized by Google

Die experimentelle Constatirung von Spannungen in der Rinde nach Ausbildung des Cambiumringes ist nach der oben auseinandergesetzten Methode fast immer leicht ausführbar. Ausserdem weist häufig das mikroskopische Bild des Querschnitts der Rinde direct auf dieselben hin. Entweder findet man eine Schicht von Zellen, die durch die Ausdehnung des inneren Gewebes zerdrückt sind (Taf. II, 3), und man ist also im Stande, hieraus die gleichzeitig stattfindende peripherische Dehnung der Rindenzellen zu folgern, oder Zerreissungen des Rindengewebes deuten auf die peripherische Zerrung desselben hin (Rindenstrahlen von Anona cherimolia Taf. I, 4) und lassen so auf den gleichzeitig stattfindenden radialen Druck schliessen, dessen Folgen man nicht selten gleichzeitig direct beobachten kann (primäre Rinde von Anona Taf. I, 4, oben links).

Die Spannungen während des der Ausbildung der cambialen Zone vorausgehenden Dickenwachsthums nachzuweisen, war mir bis jetzt unmöglich. Nur die während dieser Entwickelungsperiode stattfindende Dehnung der Epidermis konnte ich constatiren. Direct ergab sie sich am hypocotylen Glied der Keimpflanzen von Helianthus annuus durch das Klaffen der Ränder eines Längsschnitts. Bei Clematis recta, Clematis montana u. a. Pfl. konnte ich sie aus der mikroskopischen Vergleichung verschieden alter Querschnitte folgern. Die anfangs tiefgefurchten Internodien runden sich, während sie in die Dicke wachsen, immer mehr ab, so dass die ältern Internodien eine glatte Epidermis und einen nahezu kreisförmigen Querschnitt haben. Auf Querschnitten sieht man, wie die straff gespannte Epidermis sich zusammen mit den äussersten Zellschichten der Rinde an den den Furchen entsprechenden Stellen vom innenliegenden Gewebe abgehoben hat (Taf. II, Fig. 4), ein Verhalten, das sich nur auf diese Weise erklären lässt. Bei andern runden Internodien, die in ihren ersten Entwickelungsstadien ebenfalls kantig sind, beobachtet man an den vertieften Stellen ein vermehrtes radiales Wachsthum der äussersten Rindenzellen während der Abrundung. Man findet hier also dieselbe durch die physikalischen Eigenschaften der betreffenden Zellen bedingte Differenz, wie bei der Dehnung der Rinde durch das Wachsthum der cambialen Zone. — Auch an den meisten von Anfang an runden Organen kann man auf mikroskopischem Wege die peripherische Dehnung der Epidermis constatiren. In den jüngsten Entwickelungsstadien derselben ist die Membran jeder einzelnen Epidermiszelle bogig nach aussen gewölbt. Die Wölbung derselben wird aber immer geringer, je dicker das betreffende Organ wird, und sehr bald verschwindet sie vollkommen. Dies ist nur dann möglich, wenn ein starker peripherischer Zug dem fortdauernden Abrundungsbestreben der Zellen entgegenwirkt.

In der Wurzel von Acorus Calamus ist die Epidermis durch das innenliegende Rindenparenchym sehr stark in peripherischer Richtung gedehnt. Leider mangelte es mir an brauchbarem Material, um bei Hippuris die

Vertheilung der auch hier unzweifelhaft vorhandenen Spannungen constatiren zu können.

Betrachten wir mit Nägeli und Sachs das Wachsthum derjenigen Zellcomplexe, durch deren Vergrösserung Spannungen in einem Organ hervorgerufen werden, als eine Ursache des diesen Spannungen folgenden und sie mehr oder minder ausgleichenden Wachsthums anderer geweblich mit ihnen verbundener Zellen, und unterscheiden wir demgemäss auch beim Dickenwachsthum cylindrischer Organe activ und passiv wachsende Gewebeschichten, so ist hiermit, wie ich glaube, der erste Schritt zu einer weitergehenden mechanischen Erklärung dieser Wachsthumsvorgänge gethan. Wir können die oben für die Spannungen ausgesprochenen Sätze nun auch so formuliren:

1) Wird ein wachsthumsfähiges Gewebe durch einen dasselbe umgebenden Ring von in peripherischer Richtung wachsenden Zellen gedehnt, so zeigt dasselbe sowohl in radialer als auch in tangentialer Richtung passives Wachsthum.

2) Liegt im Umkreis einer activ wachsenden Gewebeschicht ein durch dieselbe gespannter Cylindermantel, so wird in demselben nur in peripherischer Richtung passives Wachsthum hervorgerufen.

Beispiele für den ersten Satz bietet uns das durch das sich bildende Cambium in radialer und tangentialer Richtung gedehnte Mark vieler Pflanzen.

Den zweiten Fall finden wir überall in der Rinde von Wurzeln und Stämmen, während des cambialen Dickenwachsthums desselben. Analog verhält sich die Rinde der in die Dicke wachsenden baumartigen Liliaceen (Querschnitt des Stammes von Dracaena, Sachs, Lehrbuch IV Aufl. Fig. 104 pag. 130), sowie die Zellen der Vaginula bei Polytrichum commune. Die Rindenzellen wachsen passiv in peripherischer Richtung und ich will hier noch einmal darauf hinweisen, dass es für die theoretische Behandlung dieser Wachsthumsvorgänge ganz gleichgültig ist, ob man in jedem speciellen Falle die das passive Wachsthum der Rinde hervorrufende peripherische Dehnung derselben durch's Experiment oder an der Bildung von Intercellularen demonstriren kann oder nicht.

Vielleicht dürfen wir noch einen Schritt weiter gehen, indem wir annehmen, dass auch in den activ wachsenden Geweben die Einlagerung ursprünglich nur in einer Richtung (radial oder tangential) stattfindet, und dass das Wachsthum in der andern Richtung in derselben Weise durch die resultirenden Spannungen hervorgerufen, also passiv ist.

In welcher Richtung wir actives und in welcher wir passives Wachsthum in den activ wachsenden Gewebeschichten annehmen sollen, darüber kann uns häufig das Verhalten der mit demselben verbundenen und durch sie gedehnten Gewebecomplexe Aufschluss geben. So lassen sich die auf

dem Querschnitt eines Stammes oder einer Wurzel mit cambialem Dickenwachsthum beobachteten Erscheinungen recht wohl durch ein actives tangentiales Wachsthum der cambialen Zone erklären, während die Annahme eines activen radialen Wachsthums dieser Zone zwar für das Verständniss des tangentialen Wachsthums in derselben und in der Rinde ausreicht, sich dagegen für die Erklärung der Dehnung des Markes als ungenügend erweist.

Anhang.

Oben bei Aufstellung der Sätze über die Formänderungen der Zellquerschnitte haben wir die Zellen geradezu wie Flächenelemente behandelt, also angenommen, dass innerhalb der Querschnittsfläche einer Zelle die radiale Einlagerung constant sei.

Bei der mathematischen Deduction können und müssen wir von unendlich kleinen Flächenelementen ausgehen. Taf. I, Fig. 1 zeigt ein solches Flächenelement. Seine gleich langen radialen und tangentialen Seiten seien dr und b; r sei seine Entfernung vom Mittelpunkt.

Nachdem das Organ gewachsen ist (Taf. I, Fig. 2), ist dR aus dr, B aus b geworden. Die Entfernung des Flächenelements vom Mittelpunkt ist nunmehr R. Der radiale und der tangentiale Durchmesser des vergrösserten Flächenelements dR und B sind im Allgemeinen verschiedene Grössen; dasselbe ist zum Rechteck geworden. Es ist

$$dR = n \cdot dr$$
$$B = m \cdot b = m \cdot dr.$$

Die Grössen $n = \frac{dR}{dr}$ und $m = \frac{B}{dr}$ bezeichne ich als die Coefficienten des radialen und des tangentialen Wachsthums. Da $B : b$ oder $B : dr = R : r$, so ist auch

$$m = \frac{R}{r}.$$

Man kann somit das radiale Wachsthum als Wachsthum der einzelnen Elemente des Radius, das tangentiale Wachsthum als Wachsthum der ganzen Radien der betreffenden Flächenelemente auffassen. Bei gegebener Vertheilung des radialen Wachsthums können wir somit das aus der Vergrösserung des ganzen Radius resultirende tangentiale Wachsthum jedes Flächenelements leicht bestimmen, woraus die Formänderung jedes Flächenelements sich dann von selbst ergibt.

Ist $dR = B$, also auch $n = m$, so bleibt dasselbe ein Quadrat. In allen andern Fällen wird es zu einem Rechteck, dessen radiale Seite ($dR = n \cdot dr$) sich zur tangentialen ($B = m \cdot dr$) verhält wie $n : m$.

Digitized by Google

Unsere Aufgabe ist also, in jedem einzelnen Falle zu bestimmen, ob der Coefficient des tangentialen Wachsthums $\left(\frac{R}{r} = m\right)$ dem des radialen $\left(\frac{dR}{dr} = n\right)$ gleich, oder ob er grösser oder kleiner ist. Ist $\frac{R}{r} > \frac{dR}{dr}$, so resultirt ein tangential, ist $\frac{R}{r} < \frac{dR}{dr}$, so resultirt ein radial gestrecktes Rechteck.

A) Ist die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich, ist also überall $\frac{dR}{dr}$ eine Constante, so folgt daraus, dass auch $\frac{R}{r}$ constant ist, und zwar ist $\frac{R}{r} = \frac{dR}{dr}$. Denn aus jedem dr wird ein $dR = n \cdot dr$, folglich wird aus der Summe aller dr aus r, die Summe aller dR, $R = n \cdot r$. Da die Coefficienten des radialen und des tangentialen Wachsthums gleich sind, $\frac{dR}{dr} = \frac{R}{r}$, so verändern die Flächenelemente ihre Form nicht. Dasselbe findet man natürlich, von überall gleicher tangentialer Einlagerung ausgehend $\left(\frac{R}{r} = \text{constans}\right)$.

B) Steigert sich die radiale Einlagerung von innen nach aussen, so ist für jedes Flächenelement $\frac{dR}{dr} > \frac{R}{r}$, also in jeder Entfernung vom Mittelpunkt werden die Flächenelemente zu radial gestreckten Rechtecken. Sind dR; dR_1; dR_2; dR_3 die radialen Durchmesser von 4 auf einem Radius hinter einander liegenden vergrösserten Flächenelementen, von denen dR_3 den innersten, dR den äussersten angehört, so folgt aus der gegebenen Vertheilung der radialen Einlagerung, dass

$$dR > dR_1 > dR_2 > dR_3 \text{ u. s. w.};$$

es ist also auch

$$\frac{dR}{dr} > \frac{dR + dR_1}{dr + dr} > \frac{dR + dR_1 + dR_2}{dr + dr + dr} \text{ u. s. w.}$$

Nun ist aber:

$$R = dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \ldots\ldots$$
$$r = dr + dr + dr + dr + \ldots\ldots,$$

und da

$$\frac{dR}{dr} > \frac{dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \ldots\ldots}{dr + dr + dr + dr + \ldots\ldots},$$

ist auch

$$\frac{dR}{dr} > \frac{R}{r} \text{ oder } n > m \text{ und } dR > R.$$

Digitized by Google

Das Verhältniss der radialen und der tangentialen Seiten der so entstehenden radial gestreckten Rechtecke $dR : B$ ist im Allgemeinen veränderlich, d. h. es entstehen in verschiedenen Entfernungen vom Mittelpunkt verschiedene radial gestreckte Rechtecke. Nur in gewissen speciellen Fällen sind alle entstehenden Rechtecke ähnlich ($dR : B =$ const.).

Ist z. B.

$$dR = \tfrac{3}{2} \sqrt{r}\, dr$$

und dem entsprechend

$$R = \int_0^r \tfrac{3}{2} \sqrt{r}\, dr = \sqrt{r^3},$$

so ist

$$n = \frac{dR}{dr} = \tfrac{3}{2} \sqrt{r}; \quad m = \frac{R}{r} = \sqrt{r},$$

also

$$dR : B = n : m = 3 : 2,$$

d. h. bei dieser Vertheilung der radialen Einlagerung entstehen aus quadratischen Flächenelementen in allen Entfernungen vom Mittelpunkt Rechtecke, deren radiale Seite sich zur tangentialen verhält wie 3 : 2.

C) In derselben Weise findet man unter der Annahme, dass die radiale Einlagerung von innen nach aussen stetig abnimmt, dass in allen Entfernungen vom Mittelpunkt der Coefficient des tangentialen Wachsthums grösser als derjenige des radialen ist.

Denn es ist

$$dR < dR_1 < dR_2 < dR_3 \text{ u. s. w.},$$

also auch

$$\frac{dR}{dr} < \frac{dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \ldots\ldots}{dr + dr + dr + dr + \ldots\ldots}$$

oder

$$\frac{dR}{dr} < \frac{R}{r}; \; n < m, \; dR < B.$$

Anstatt durch Schattirung die Vertheilung der radialen Einlagerung anzugeben, wie es in Taf. I, Fig. 3 geschehen ist, kann man dieselbe auch durch eine Curve ausdrücken, indem man $R = f(r)$ in ein System von rechtwinkligen Coordinaten einträgt. Diese Methode ist besonders dann sehr bequem, wenn es darauf ankommt, für complicirte Combinationen von Flächen verschiedener radialer Einlagerung die Formänderungen der Flächenelemente a priori zu bestimmen. Sämmtliche derart construirte Curven liegen innerhalb einer Fläche, die durch 2 Linien begrenzt wird, von denen die

Digitized by Google

eine um 45°, die andere um 90° gegen die Abscissenaxe geneigt ist, und für alle ist im Coordinatenanfangspunkt $r = 0$ und $R = 0$.

Man erhält so eine directe graphische Darstellung der Formänderungen, welche die Flächenelemente erleiden müssen, denn es ist

$$dR : B = \frac{dR}{dr} : \frac{R}{r}$$
$$= r : \frac{R \,.\, dr}{dR}$$
$$= r : \text{subtang}.$$

Die den obigen 3 Sätzen entsprechenden Curven sind:

A) eine gerade Linie,

B) eine gegen die Abscissenaxe convexe Curve,

C) eine gegen dieselbe concave Curve.

Wegen der Relation $dR : B = r : \text{subtang}$ sind die Flächenelemente radial gestreckt, wenn $r >$ subtang, also der Punkt, wo die Tangente eines Punktes der betreffenden Curve die Abscissenaxe schneidet, auf der Seite des Coordinatenanfangspunktes liegt, nach der hin man r auf die Abscissenaxe aufgetragen hat. Ist $r <$ subtang, so liegt dieser Punkt auf der andern Seite des Coordinatenanfangspunktes; die Flächenelemente sind tangential gestreckt. Für $dR = B$ ist $r =$ subtang, d. h. die Tangente schneidet die Abscissenaxe im Coordinatenanfangspunkt. Die Unterscheidung der 3 Hauptfälle und die Natur der entsprechenden Curven ergibt sich unmittelbar, wenn man, wie dies oben geschehen ist, von den verschiedenen Werthen von dR (dem Vorzeichen des zweiten Differenzialquotienten) ausgeht.

Weniger einfach und übersichtlich sind die Verhältnisse, wenn man von dem tangentialen Wachsthum der Flächenelemente ausgehend das radiale Wachsthum derselben und das Verhältniss beider herleiten will. Zur Unterscheidung der verschiedenen Fälle ist es dann doch nöthig, zunächst die Vertheilung der radialen Einlagerung zu bestimmen, und man gelangt so auf einem Umwege zu denselben Resultaten, die sich uns bei den obigen Voraussetzungen mit der grössten Leichtigkeit fast von selbst ergaben.

III.

Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.[1])

Von

J. Sachs.

Hierzu Tafel III und IV.

Die zahlreichen Untersuchungen über Vegetationspunkte mit und solche ohne Scheitelzelle, über sogenanntes Randwachsthum flächiger Gebilde, über die Zelltheilungen in Sporenkeimen, befruchteten Eizellen, jungen Haaren und sonstigen noch aus Urmeristem bestehenden Organen wurden bisher von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus geführt; bald beschränkte man sich auf eine rein descriptive Behandlung der dem Auge sich darbietenden Zellhautnetze und ihrer Veränderungen; bald waren es morphologische Fragen über den wahren Entstehungsort seitlicher Sprossungen; man benutzte die Aehnlichkeit der Zelltheilungsfolgen homologer Organe, um einen bestimmteren Ausdruck für die systematische Verwandtschaft verschiedener Pflanzengruppen zu gewinnen; aus der zeitlichen Veränderung der Zellhautnetze des Urmeristems suchte man ferner die Natur des Wachsthums zu ergründen und aus der Lagerung der Schichten und Reihen im Urmeristem eine der Keimblättertheorie der Zoologen ähnliche Ansicht von dem Ursprung der Gewebesysteme aufzustellen.

Diesen so verschiedenen Bemühungen liegt aber eine bei den Untersuchungen gewissermassen als Nebenproduct zu Tage geförderte Thatsache zu Grunde, nämlich die, dass die Zellen des Urmeristems jüngster Pflanzentheile bestimmte Anordnungen zeigen, dass sie nicht ordnungslos, wie man früher wohl geglaubt hatte, durcheinander liegen, sondern in jedem Organ in bestimmter Reihenfolge und räumlicher Orientirung entstehen. Seit 1845, wo Nägeli die Scheitelzellen der Kryptogamen zuerst beschrieb und zeigte, wie aus ihren Segmenten durch weitere Theilungen das gesammte Gewebe nach bestimmten Regeln abgeleitet wird, ist es ja gelungen, auch in sehr zahlreichen anderen Fällen, auch wo keine Scheitel-

1) Eine vorläufige Mittheilung erschien unter demselben Titel im März 1877 in den Verh. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg, N. F. Bd. XI. Von der dort beigegebenen Tafel ist hier nur ein Theil reproducirt, der andere durch neue Figuren ersetzt.

Digitized by Google

Taf. III

Fig. 1.

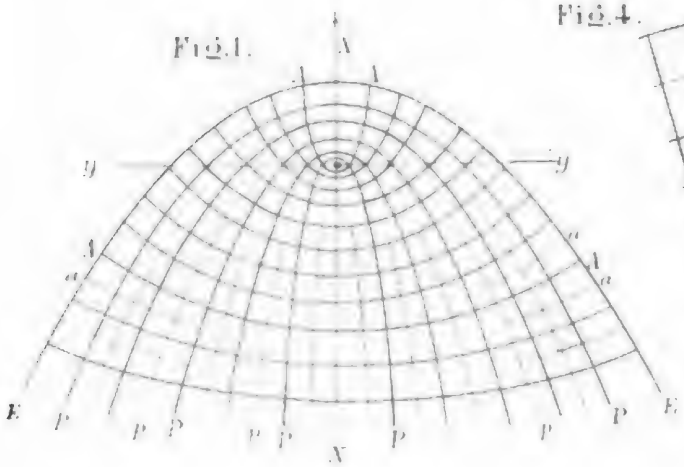


Fig. 4.

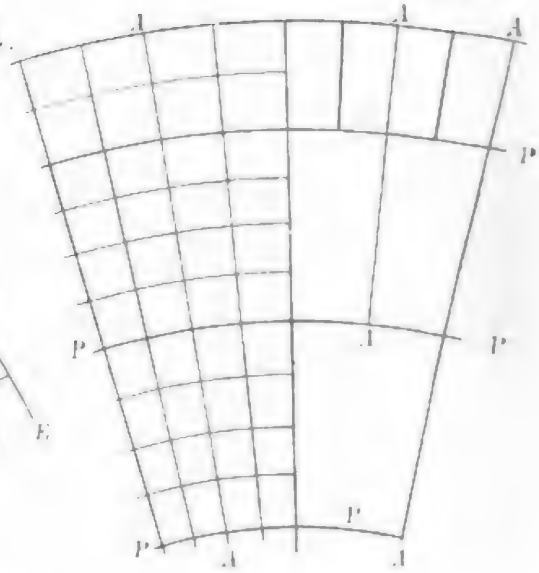


Fig. 2.

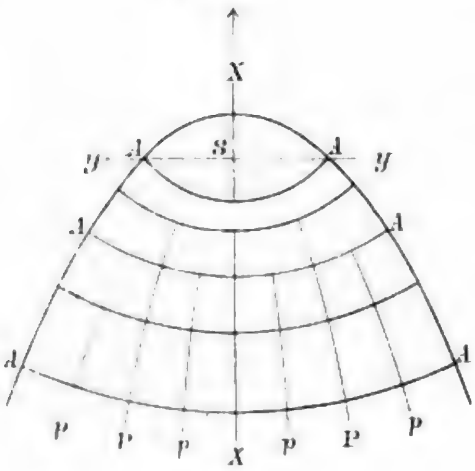


Fig. 5.

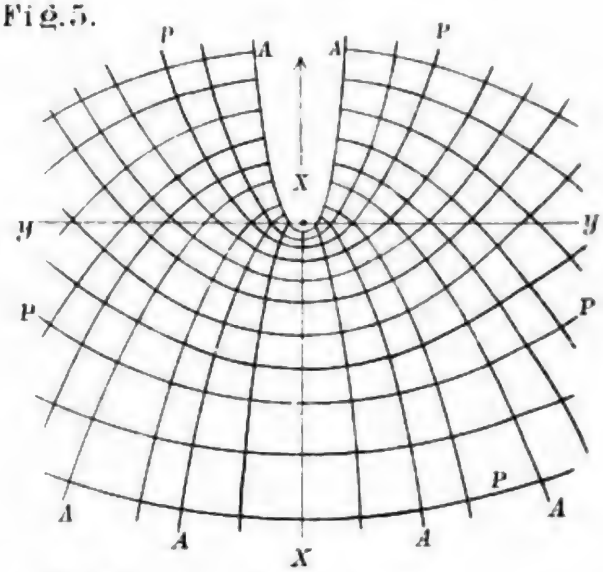


Fig. 3.

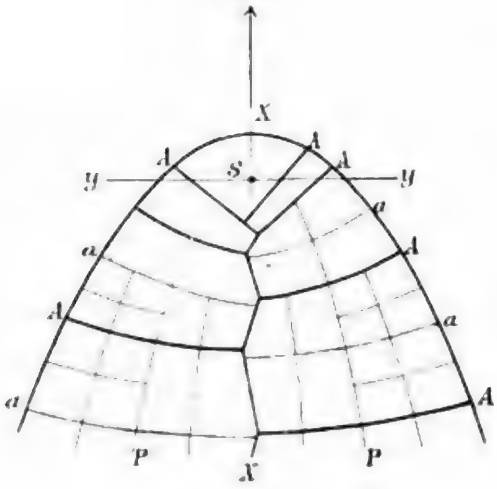
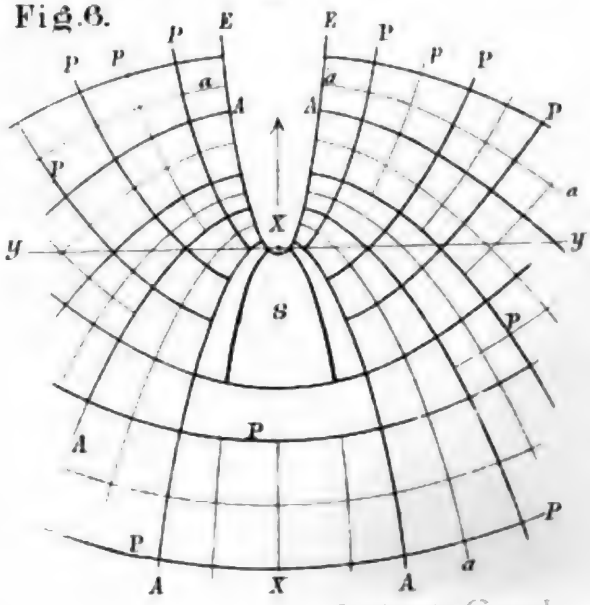


Fig. 6.



Digitized by Google

Taf. IV.

Fig. 7.

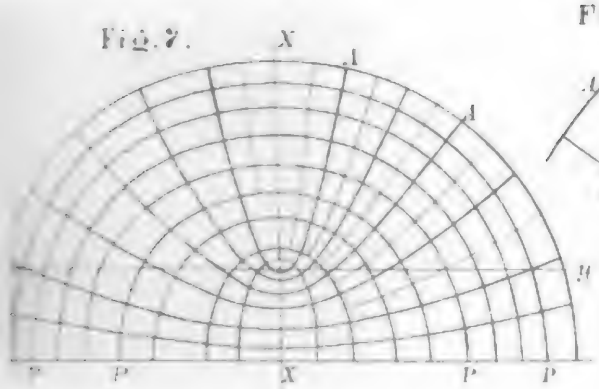


Fig. 8.

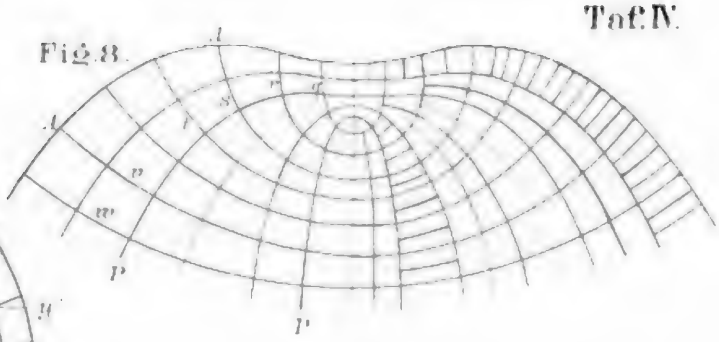


Fig. 9.

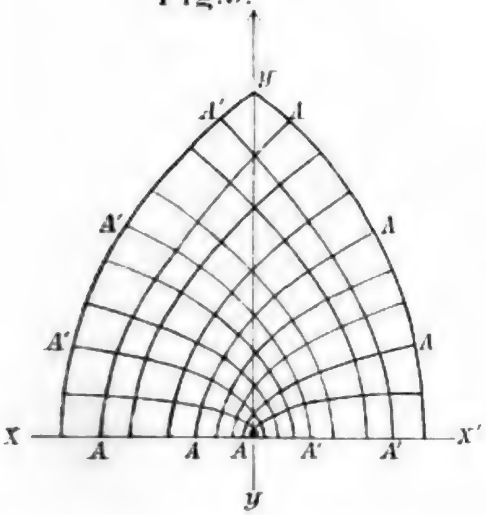


Fig. 11.

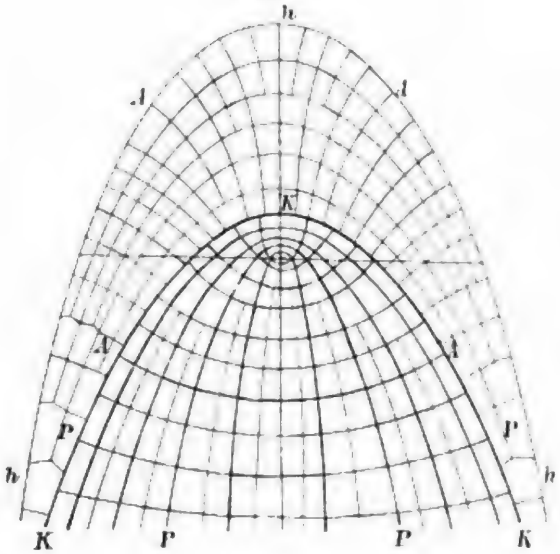


Fig. 10.

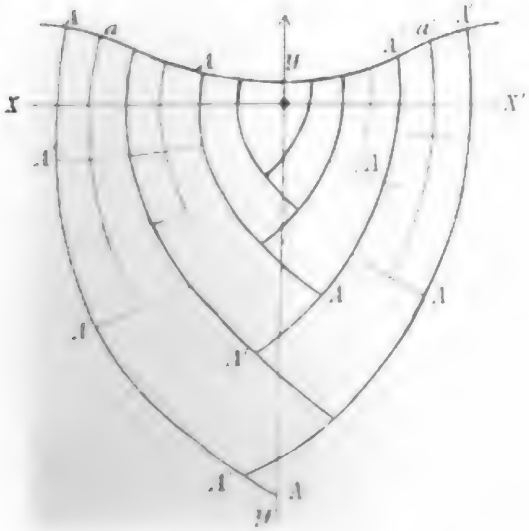
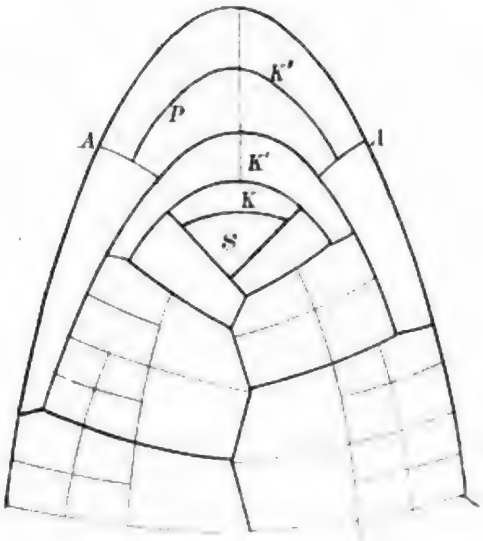


Fig. 12.



Lith. J. Hofmann Würzburg

Digitized by Google

zelle sich findet, dieselbe Regelmässigkeit des Baues im Urmeristem nachzuweisen. Dies jedoch nur für jeden Einzelfall oder für einzelne Formenreihen, bei denen fast vollständige Uebereinstimmung herrscht. Dagegen ist es bis jetzt nicht gelungen, Regeln oder Gesetze aufzustellen, welche das auch den verschiedensten Objecten Gemeinsame hervorheben, also die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auf einen übersichtlichen Ausdruck zu bringen. Dies Letztere aber ist die nächste, wenn auch nicht einzige Aufgabe der folgenden Auseinandersetzungen.

Den ersten Versuch, einen übersichtlichen und allgemein giltigen Ausdruck für die zwischen Wachsthum und Zelltheilung bestehenden ursächlichen Beziehungen aufzustellen, hat Hofmeister gemacht; er ist aber in der Hauptsache völlig missglückt. — In seiner »Lehre von der Pflanzenzelle« (1867) behandelt er (p. 125 ff.) »das Verhältniss der Zellenbildung zum Wachsthum der Pflanzen und Pflanzenorgane« in sehr origineller, aber kaum verständlicher Weise. Von allem daselbst Gesagten kann ich nur dem einen Satze beistimmen, dass (p. 129) »die Bildung neuer Zellen im Vegetationspunkt eine Function des allgemeinen Wachsthums, nicht seine Ursache ist«, ein Satz, der jedoch nicht auf die Vegetationspunkte beschränkt werden darf, sondern ganz allgemein zu fassen ist. Wachsthum der mannigfaltigsten Art kann ohne Zelltheilung stattfinden, wie z. B. die Siphoneen zeigen; aber Zelltheilung ohne vorausgegangenes Wachsthum ist undenkbar. Die Art und Weise aber, wie Hofmeister, von diesem richtigen Satze ausgehend, nunmehr die Beziehung zwischen Zelltheilung und Wachsthum zu formuliren sucht, halte ich nicht für allgemein giltig, und seine Begründung nicht für zutreffend. Hofmeister's Satz, den er übrigens schon 1863 (Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 272) aufgestellt hatte, lautet: »Die neugebildete Scheidewand steht auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums senkrecht.« Er begründet diesen Satz (Zellenlehre p. 130) zunächst durch Hinweise auf das Verhalten verschiedener Scheitelzellen und ihrer Segmente, ohne dass es dem Leser jedoch gelingt, zu erkennen, wie aus diesem jener Satz folgen solle. »Besonders auffällig ist«, fährt er fort, »die senkrechte Stellung der neuen Scheidewände zur Wachsthumsrichtung[1]) da, wo diese Wachsthumsrichtung eine Curve ist. Jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Curve, so dass in einer Reihe solcher Wände jede annähernd radial gegen den Mittelpunkt des von der Curve umschlossenen Raumes gerichtet ist.«

In diesem Satz enthalten nur die Worte: »jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Curve« einen bestimmten Sinn; was man sich dagegen unter der Curve als Wachsthumsrichtung und unter der gegen den Mittelpunkt derselben

1) Der Zusatz: »intensivsten« fehlt hier.

Digitized by Google

radialen Richtung zu denken habe, bleibt völlig unverständlich, wie sich sofort ergibt, wenn man es versucht, auf Grund der Hofmeister'schen Sätze, das Zellnetz im Längsschnitt eines Vegetationspunktes sich klar zu machen. Das Schlimmste aber ist, dass Hofmeister für die als richtig bezeichneten Worte seines citirten Satzes auch nicht einmal den Versuch eines Beweises beigebracht hat, der doch um so nöthiger gewesen wäre, als die von ihm dabei citirte Figur von Chara (l. c. p. 131) gerade an den entscheidenden Stellen (irrthümlicher Weise) nur schiefwinkelige Schneidungen der Wände zeigt.

Der von Hofmeister aufgestellte Satz ist also unbrauchbar und dass dies der Fall ist, wird schon durch die Thatsache bewiesen, dass in den zahlreichen Arbeiten, welche seit 1863 erschienen sind, desselben kaum Erwähnung geschieht und dass es Niemandem gelungen ist, seine eigenen Beobachtungen damit in Einklang zu bringen.

Im Gegensatz zu Hofmeister's Verfahren lasse ich bei der Betrachtung der Zellhautnetze jüngster Pflanzentheile die Wachsthumsrichtungen zunächst aus dem Spiel; auch lasse ich für's Erste die zeitliche Reihenfolge in der Entstehung der Theilungswände auf sich beruhen und lege mir nur die Frage vor, ob sich irgend eine durchgreifende geometrische Beziehung der verschiedenen Wandrichtungen unter sich und mit der Umfangsform des Organs auffinden lässt. Durch die im Folgenden dargelegten Betrachtungen finde ich nun, dass die gesuchte Beziehung in der rechtwinkeligen Schneidung der Wände des Urmeristems unter sich und mit der Umfangswand besteht. Ist dies bewiesen, so ist jedenfalls ein fester Satz gewonnen und es zeigt sich ferner, dass man, auf diesem fussend, aus der Form des Zellhautgerüstes bestimmte Schlüsse über die Vertheilung des Wachsthums ziehen kann und dass die zeitliche Reihenfolge der neu entstehenden Wände eine Frage von mehr secundärer Bedeutung ist. Da die eingehendere Behandlung meiner Aufgabe vielfach auf Nebendinge Rücksicht nehmen muss, wird es, wie ich glaube, gut sein, mich im Voraus über den dem Ganzen zu Grunde liegenden Sinn in Kürze auszusprechen.

In den überaus zahlreichen Fällen, wo Pflanzenzellen hinreichend unabhängig von einander leben, nicht durch gemeinsames Wachsthum in einem Gewebeverband gehindert sind, macht sich die Thatsache geltend, dass bei der in Folge des Wachsthums eintretenden Zweitheilung die neu entstehende Theilungswand oder ganz allgemein die Theilungsebene den Umfang der Mutterzelle rechtwinkelig schneidet, und wenn in solchen Fällen [1]) wiederholte Zweitheilungen in verschiedenen Richtungen erfolgen, so kreuzen sich diese Richtungen untereinander rechtwinkelig. Diese rechtwinkelige Schneidung der Theilungsebenen unter sich und mit dem jeweiligen Umfang der sich theilenden Zelle kann nicht als etwas

1) Vergl. hierüber den Eingang zu § 2.

Digitized by Google

Zufälliges betrachtet werden; vielmehr darf man annehmen, dass sie in dem Wesen der Zelltheilung, in der Mechanik der Zellbildung tief begründet ist. Die Annahme, dass dies so sei, nenne ich das Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungsflächen bei der Zweitheilung.

Es ist nun die Frage, ob dieses Princip auch dann seine Geltung behält, wenn die aus einer Urmutterzelle durch wiederholte Zweitheilung hervorgehenden Zellen sich nicht isoliren, sondern vereinigt bleiben und einen Zellenfaden, eine Zellfläche oder einen Gewebekörper bilden.

Erwägt man die hier in Betracht kommenden Möglichkeiten, so ergibt sich Folgendes:

Das Bild, welches ein Zellengewebe darbietet, wird nicht allein davon abhängen, ob die successive auftretenden Wände im Augenblick ihres Entstehens rechtwinkelig auf die schon vorhandenen, besonders auch auf die Umfangswand des ganzen Complexes treffen; sondern die Form des Zellwandnetzes wird je nach der Art des Wachsthums der einzelnen Zellen oder des Gesammtwachsthums des Complexes sich verändern können, unter Umständen vielleicht so sehr, dass von der rechtwinkeligen Schneidung bald nichts mehr wahrzunehmen ist. Dies wird dann eintreten, wenn die einzelnen Zellen, deren Theilungswände zwar nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung entstanden sind, sofort jede für sich ein selbständiges, von den Nachbarn möglichst unabhängiges Wachsthum beginnen, einander dabei zerren und drücken und die am Umfang befindlichen so auswachsen, dass ein einfacher Umriss des Ganzen gar nicht zu Stande kommt, dieses vielmehr den Eindruck eines zwar cohärenten, aber sonst ungeordneten Zellenhaufens hervorbringt, wobei immerhin die zuletzt entstandenen Wände noch die rechtwinkelige Schneidung zeigen können. Ein derartiges Bild bieten die jungen Prothallien der Equiseten, mancher Farne und in geringerem Grade die jungen Embryonen der Gymnospermen dar.

Es ist ferner denkbar, dass aus der wiederholten Zweitheilung einer Anfangszelle ein Gewebekörper hervorgeht, der so wächst, dass die Selbständigkeit der einzelnen Zellen dem Wachsthum des Ganzen völlig untergeordnet bleibt. — Vorausgesetzt, dass auch hier das Princip der rechtwinkeligen Schneidung bei der Entstehung der neuen Wände obwaltet, so wird es doch wieder von der Vertheilung des Wachsthums in dem von der Umfangswand umschlossenen Raume abhängen, ob dadurch die Wände so verschoben werden, dass ein ganz ungeordnetes Zellnetz oder ein geordnetes zu Stande kommt. In diesem Fall könnte es geschehen, dass die ursprünglich rechtwinkelige Anordnung zwar nicht ganz verwischt, aber doch so verschoben würde, dass eine regelmässige schiefwinkelige entsteht; dies scheint in der That öfter in dem abgeflachten oder etwas eingesenkten Scheitel von dicken Wurzeln (beobachtet bei Gräsern, Zea, Brachypodium) vorzukommen.

Digitized by Google

Endlich bleibt der Fall denkbar, dass die nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung entstandenen Wände durch das Gesammtwachsthum des Zellcomplexes wenigstens während einiger Zeit nicht verschoben werden, so dass wenigstens zeitweilig das Ganze sich so verhält, als ob der Raum desselben nach zwei oder drei Richtungen von rechtwinkelig sich schneidenden Flächensystemen zerklüftet (gekammert, gefächert) worden wäre; so z. B. bei vielen Embryonen, Haarköpfchen, Vegetationspunkten, deren Zellen dann sämmtlich oder zum Theil in ihrem Wachsthum selbständiger werden, wenn sie in Dauergewebe übergehen und dabei die ursprüngliche Anordnung verlieren.

Gerade dieser Fall ist nun der gewöhnlich vorkommende. Es ist dabei jedoch zu beachten, dass es von verschiedenen Umständen, ganz besonders von der Form des Umfangs abhängt, ob das auf einem Längs- oder Querschnitt sichtbare Zellhautnetz die rechtwinkeligen Schneidungen ohne Weiteres erkennen lässt, oder ob diese erst durch nähere Ueberlegung constatirt werden kann. Es gibt äusserst zahlreiche Objecte, wo schon die einfachste Ueberlegung genügt, um die Gewissheit zu erlangen, dass rechtwinkelige Schneidung stattfindet; so z. B. bei gegliederten Algenfäden und Haaren, wo sofort ersichtlich, dass die unter sich parallelen Querwände die Umfangswand rechtwinkelig kreuzen; ferner bei kreisförmigen Zellenflächen, wie denen von Coleochaete scutata, flachen Gewebekörpern, wie denen der Melobesiaceen u. a., wo die radialen Wände die Peripherie des Kreises und die ihr parallelen Wände rechtwinkelig schneiden. Ein besonders schönes Beispiel liefern die Querschnitte des Holzes der Coniferen und Dicotylen mit ihren concentrischen Schichten und radialen Reihen, ebenso das aus seinem Phellogen entstandene Korkperiderma. Bei dem Holz wird dieses Verhalten schon dem unbewaffneten Auge bemerklich, wenn concentrische Jahrringe von deutlich ausgeprägten Spiegelfasern in orthogonal trajectorischem Verlauf geschnitten werden. Offenbar sind es zunächst die einander rechtwinkelig kreuzenden Theilungen im Cambium, durch welche der Grund zu dieser Regelmässigkeit gelegt wird; dass sie aber im ausgebildeten Holze (und resp. im Kork) sichtbar bleibt, beruht auf dem sehr geringen Flächenwachsthum der Zellen; und es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch im Urmeristem der Vegetationspunkte, Embryonen u. s. w. das unmittelbar nach den Theilungen sehr langsame Wachsthum der Zellen es bedingt, dass man hier oft so ungemein deutlich ausgeprägte rechtwinkelige Schneidungen in grösseren Gewebecomplexen wahrnimmt. — In dem mit dem Holz zugleich aus dem Cambium entstehenden Rindengewebe geht die rechtwinkelige Schneidung der Wände oft sehr bald verloren, wenn das Dickenwachsthum und die Differenzirung des Rindengewebes in verschieden wachsendes Dauergewebe störend eingreifen. Aber auch der Querschnitt des Holzes selbst kann seine normale Structur einbüssen, wenn, durch

Digitized by Google

äussere Ursachen veranlasst, das Cambium und junge Holz an einer Seite viel rascher wachsen als am übrigen Umfang; in solchen Fällen kommt es vor, dass die Spiegelfasern aufhören, orthogonale Trajectorien der Jahrringe zu sein, indem sie diese zwar noch mit einer gewissen Regelmässigkeit, aber doch schief schneiden. Nichts hindert die Annahme, dass ganz ähnliche Verschiebungen anfänglich rechtwinkelig gekreuzter Zellwände auch im Urmeristem der Vegetationspunkte stattfinden können und es scheint, als ob dies in den oben erwähnten dicken Wurzelenden mit flachem Scheitel stattfände; freilich ist das Bild hier ein ganz anderes, als am Holz, und der Vergleich liegt nicht ganz einfach auf der Hand.

Jedenfalls zeigen nun diese Erwägungen, dass in wachsenden Gewebemassen das Princip der rechtwinkeligen Schneidung sehr wohl bestehen kann, ohne dass aber nothwendigerweise auch die entsprechenden Bilder auf Längs- oder Querschnitten sichtbar werden. Wir haben hier ein ähnliches Verhalten wie bei der Stellung der Blätter am Stamm; diese kann ursprünglich nach einer bestimmten Divergenz geordnet sein, dann aber durch weiteres Wachsthum so verschoben werden, dass die Divergenz eine andere wird, ja so, dass alle Regel scheinbar aufhört. Wie nun aber die wirklich vorhandene regelmässige Blattstellung uns in den einfacheren Fällen ohne Weiteres ihre Regel erkennen lässt, in anderen dagegen eine sorgfältige geometrische Ueberlegung erfordert, so ist es auch betreffs der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände. — Ganz abgesehen von den etwa vorkommenden Verschiebungen, ist es oft sehr schwierig, ja zuweilen unmöglich, direct zu bestimmen, ob die Zellwände einander rechtwinkelig schneiden oder nicht; dies besonders dann, wenn die Form des Umfangs, von welcher die Anordnung im Inneren nothwendig abhängt, eine geometrisch unbekannte oder schwer zu eruirende Krümmung besitzt.

In den folgenden Paragraphen soll nun trotz dieser Schwierigkeit der Versuch gewagt werden, gewissermassen auf Umwegen zu zeigen, dass die rechtwinkelige Schneidung im Urmeristem gewöhnlich auch da vorhanden ist, wo es auf den ersten Blick nicht so scheint; es soll, mit anderen Worten, die Hypothese wahrscheinlich gemacht werden, dass das Princip der rechtwinkeligen Schneidung, welches ja in so sehr zahlreichen Fällen gilt, auf allgemeine Geltung Anspruch macht.

§ 1. Unterscheidung und Benennung der Wandrichtungen in Vegetationspunkten.

Der Anblick gelungener medianer Längsschnitte durch Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle lässt gewöhnlich eine schichtenweise Lagerung der Meristemzellen erkennen; die Schichten laufen im gleichen Sinne wie die Umfangslinie, und zwar so, dass wenigstens die äusseren continuir-

Digitized by Google

lich unter dem Scheitel hin von einer Seite des Objekts nach der anderen umbiegen. Die Dicke der Schichten ist unter dem Scheitel am geringsten und nimmt beiderseits nach rückwärts zu, und wenn diese Dickenzunahme ein gewisses Maass überschreitet, spalten sie sich in je zwei, deren jede weiter rückwärts sich wieder spalten kann. (Vergl. als Schema Taf. III, Fig. 1.) Da die Dicke der Schichten sich von hinten her nach dem Scheitel hin verjüngt, so laufen die die Schichten begrenzenden Zellwände nicht parallel mit der Umfangslinie, sondern so, dass sie, je weiter nach innen, je näher der Längsaxe, dieser mehr und mehr parallel zu werden scheinen.

Viel weniger als diese dem Umfang gleichsinnige Schichtung wurde bisher ein anderes System von Schichten oder Zellreihen beachtet, welches die vorigen kreuzt und die Umfangslinie schneidet (Taf. III, Fig. 1 *A*. *a*). Wo im Urmeristem schon frühzeitig Wandbrechungen eintreten, da pflegt dieses zweite Schichtensystem kaum oder gar nicht bemerkbar zu sein; ist jenes jedoch nicht der Fall, so tritt es oft ebenso deutlich hervor, wie das dem Umfang gleichsinnige System; so z. B. bei Winterknospen von Coniferen, bei Hippuris, Elodea, an Wurzeln von Gräsern, Helianthus u. a. Auf der natürlichen Oberfläche des Vegetationspunktes erscheinen diese Schichten in der Seitenansicht als querlaufende Etagen, in der Oberansicht des Scheitels als ein System concentrischer geschlossener Curven.

Die Scheitelansicht eines solchen Vegetationspunkts und der Querschnitt desselben zeigt nun noch ein drittes Schichtungssystem oder Zellreihen, welche vom Centrum aus radial nach der Peripherie verlaufen.

Abstrahiren wir einmal von der sogenannten Individualität der Zellen und beachten wir ausschliesslich den Verlauf der einander nach drei Richtungen des Raums durchkreuzenden Schichten, so erhalten wir ein Bild, welches sich mit dem inneren Bau einer stark verdickten Zellwand wohl vergleichen lässt. Die drei Schichtensysteme im Vegetationskegel entsprechen dem System der concentrischen Schichten und den beiden Systemen der sogenannten Streifungen der Zellhaut, wie sie von Nägeli beschrieben worden sind. Schichtung und Streifung der Zellhaut beruht bekanntlich auf einem regelmässigen Wechsel von dichterer und minder dichter Substanz nach drei Richtungen des Raumes, welche sich, wie Nägeli treffend bemerkt, wie die drei Blätterdurchgänge eines Krystalls schneiden. Durch Schichtung und Streifungen wird die Substanz einer Zellhaut in polyedrische Areolen zerlegt, so zwar, dass die drei Systeme dichtester Schichten ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die mindest dichten (wasserreichsten) Areolen eingeschlossen sind. Der Substanz einer dicken Zellhaut ähnlich ist das Urmeristem eines Vegetationskegels gebaut. Die Zellwände, nach drei Richtungen des Raumes einander schneidend, entsprechen den dichtesten Lamellen einer dicken Zellhaut, die Protoplasmakörper der Urmeristemzellen aber den weichen Areolen. Ich will

Digitized by Google

diesen sich ungezwungen darbietenden Vergleich hier nicht weiter verfolgen, sondern nur hervorheben, dass er um so zutreffender wird, je kleiner die Zellen des Urmeristems sind.

Bei den grosszelligen Vegetationspunkten vieler Kryptogamen mit Scheitelzelle tritt uns anscheinend ein wesentlich anderes Bild entgegen, wie schon die schematischen Figuren 2 und 3 der Taf. III erkennen lassen. Hier sind es vorwiegend die von innen nach aussen verlaufenden Zellwände oder Wandsysteme, welche sich dem Auge darbieten. Man erkennt aber bald, dass dieselben dem zweiten vorhin genannten System entsprechen und die mit dem Umfang gleichsinnige Schichtung ist auch in diesen Fällen mehr oder minder deutlich zu erkennen. Ebenso zeigt die Scheitelansicht oder der Querschnitt des Vegetationskegels das dritte Schichtungs-System, in Form radial nach aussen gerichteter Zellreihen. Nur wird das Bild hier am Scheitel selbst durch das Vorhandensein der Scheitelzelle und durch die Segmente derselben an Deutlichkeit sehr beeinträchtigt, während weiter abwärts sich ganz dieselben Verhältnisse wie vorhin durch das Auftreten der entsprechenden Zellwände herstellen.

Dass die bisherigen Betrachtungen sich auch bei Vegetationspunkten mit eingesenktem Scheitel ungezwungen anwenden lassen, wird aus Taf. III Fig. 5, 6 sofort ersichtlich sein. Ebenso wenig bedarf es langer Auseinandersetzung darüber, dass, wenn wir uns die Fig. 1, 2, 3, 5, 6 der Taf. III nur aus einer Zellschicht (in der Fläche des Papiers) bestehend denken, alsdann nur zwei Systeme von Zellwänden vorhanden sind, indem das dritte oben genannte System radialer Wände fehlt. Denken wir uns aber eine der Figuren 1, 2, 3, 5, 6 um die Längsaxe xx rotirend, so würde jede der angedeuteten Linien eine Rotationsfläche liefern und zwischen den sich schneidenden Rotationsflächen würden concentrische, ringförmige Hohlräume liegen; damit diese aber in einigermassen isodiametrische Zellen zerfallen, ist weiter nichts nöthig, als dass in dem Rotationskörper noch eine hinreichende Zahl radialer Längswände auftreten, welche dem dritten oben genannten System entsprechen. Man kann die Fig. 4 (Taf. III) als den Theil eines Querschnitts dieser Rotationsfigur von Fig. 1 betrachten und dann würden die Linien AA den Radialwänden (nicht den AA in Fig. 1) entsprechen. Es leuchtet ferner ein, dass die Fig. 1, 2, 3 nicht nur mediane Durchschnitte von Rotationsfiguren zu sein brauchen, sondern auch von Körpern, welche im Querschnitt elliptisch oder sonst wie geformt sind. Wir können uns z. B. die Figur 7 auf Taf. IV als den halben Querschnitt von Fig. 1 denken.

In einem späteren Paragraphen werde ich zeigen, dass dieselben Betrachtungen, welche ich hier für Vegetationspunkte geltend mache, auch da gelten, wo es sich um rundliche Scheiben oder um kugelige oder ellipsoidische Gebilde handelt. Nur um die Darstellung zu vereinfachen,

Digitized by Google

bleibe ich hier und in dem nächstfolgenden Paragraphen bei den Vegetationspunkten.

Die den drei oben genannten Schichtungssystemen oder Blätterdurchgängen des Urmeristems entsprechenden Zellwandrichtungen hat man bisher als tangentiale und radiale Längswände und als Querwände unterschieden, indem man die Namen der im fertigen Stengel, der ausgewachsenen Wurzel u. s. w. vorhandenen Wände auf die jungen, mit ihnen genetisch identischen Wände des Vegetationspunktes übertrug. Dieses Verfahren ist entwickelungsgeschichtlich immerhin gerechtfertigt, führt aber den grossen Uebelstand mit sich, dass die so ungemein wichtige Beziehung der Wandrichtungen zum Umfang des Organs innerhalb des Vegetationspunktes ganz verwischt wird. Die Längswände können aus dem fertigen Stengel oder der fertigen Wurzel bis hinauf in den Vegetationspunkt verfolgt werden, und daher ihren Namen behalten; allein ihre weitere Verfolgung bis hinauf zum Scheitel (Fig. 1 *P.* Taf. III) zeigt sofort, dass sie dort nicht mehr längsläufig sind, sondern quer zur Wachsthumsaxe stehen. Mit Rücksicht auf ihre spätere Lage können sie ja auch hier wohl als Längswände gelten, es sind aber nicht Längswände des Vegetationspunktes, sondern des später daraus entstehenden Dauergewebes und die Beziehung zwischen ihrer ursprünglichen Richtung und der Form des Vegetationspunktes wird dabei ganz übersehen. Ebenso ist es mit den Querwänden eines Stengels, einer Wurzel und ähnlich geformter Organe. Es ist leicht zu sehen, dass die späteren Querwände innerhalb des Vegetationspunktes um so steiler aufgerichtet sind, je mehr man sich dem Scheitel nähert, und dicht am Scheitel können die späteren Querwände geradezu die Längsrichtung haben (Taf. III. Fig. 1 *A A*), so dass hier die Beziehung zwischen Wandrichtung und Form des Vegetationspunktes ganz verloren geht. — Anders ist es allerdings mit den radialen Längswänden, sie behalten ihren Charakter vom fertigen Organentheil aus bis hinauf zum Scheitel; wir werden aber bald sehen, dass streng genommen eigentlich radiale Wände nur in sehr geringer Zahl auftreten können, und dass die meisten anscheinend radialen Wände einem nicht radialen System angehören; einstweilen sei auf Fig. 7, Taf. IV verwiesen, die man sich als den halben elliptischen Querschnitt eines Stengels u. dgl. vorstellen mag; die Wände *A A* erscheinen nahe dem Umfang als radiale Wände, verfolgt man sie nach innen, so zeigt sich, dass sie nicht nach dem organischen Mittelpunkt hingerichtet sind, und wir werden später sehen, dass dies nach dem Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung der Wände nicht anders sein kann. Man sieht, die bisherige Nomenclatur der Wandrichtungen hat, wenn es sich um Vegetationspunkte handelt, den grossen Uebelstand, dass sie den wahren Sachverhalt nicht bezeichnet. Noch auffallender würde dies hervortreten, wenn wir diese Benennungen auf die Fachwände in jungen Embryonen, Haarköpfchen u. dgl. ausdehnen wollten. In der That behilft man sich hier mit anderen Ausdrücken; aber gerade

das, was wir anstreben, eine tiefere Einsicht in die allgemeinen geometrischen Beziehungen des Zellwandnetzes zum äusseren Umfang der Organe wird dadurch noch schwieriger gemacht.

Diese und andere Erwägungen haben mich veranlasst, schon in meiner vorläufigen Mittheilung andere Benennungen für die Wandrichtungen vorzuschlagen, die jedenfalls den Vorzug haben, dass sie auf Vegetationspunkte ebenso wie auf runde Scheiben und auf kugelige oder ellipsoidische u. dgl. Körper passen, dass sie ebenso für die Jugendzustände wie für die fertigen Theile gelten und jederzeit die wahre Beziehung der Wandrichtungen zur äusseren Form des Organs hervortreten lassen.

Ich habe pericline und anticline, dann radiale und transversale Wände unterschieden, von denen die beiden ersten Arten gewöhnlich gekrümmt, die beiden letzten immer eben sind. Ich will gleich bemerken, dass die Transversalwände im Grunde nur anticline sind, und dass ich diesen Namen nur der Bequemlichkeit wegen mit aufnehme.

Da diese neuen Benennungen nicht einfach Synonyme der älteren Namen sind, sondern einer ganz andern Auffassung des Sachverhaltes entspringen und dazu dienen sollen, eine tiefere Einsicht in die Natur des Zellenbaues der Pflanze anzubahnen, so wird es nöthig sein, dieselben genauer zu definiren. Zuvor aber noch einige allgemeinere, erklärende Bemerkungen.

Da es sich hier ausschliesslich um die Richtungen der Zellwände handelt, und nicht die einzelnen Zellen, sondern gewöhnlich ganze Schichten und Reihen derselben in Betracht kommen, so ist es erlaubt und für die gegenseitige Verständigung bequemer, wenn überhaupt zwischen Wänden und Wandrichtungen für gewöhnlich nicht weiter unterschieden wird, wenn nicht etwa bestimmte Gründe für das Gegentheil vorliegen. Zahlreiche, in einer Flucht liegende Wände werden also wie eine Wand behandelt, und die Wand einer einzelnen Zelle kann als ein Bruchstück angesehen werden, welches dieser oder jener Wandrichtung angehört. Dass diese Betrachtungsweise nicht nur im rein geometrischen Sinne erlaubt ist, sondern auch der Natur der Sache entspricht, zeigt sich deutlich in solchen Fällen, wo eine Wandrichtung anfangs nur durch einzelne Wände (durch Bruchstücke) vertreten ist und später durch andere gleichsinnig laufende weiter geführt wird. So sind z. B. die in Fig. 3, Taf. III stark ausgezogenen Linien *AA* Bruchstücke anticliner Wände, die später durch die mit *aa* bezeichneten ergänzt werden. Es leuchtet ein, dass diese Ergänzung auch ausbleiben könnte und dass dann eine Wandrichtung nur bruchstückweise durch Zellwände vertreten ist; ein häufig vorkommender Fall, der zur Charakteristik gewisser Zellhautnetze wesentlich beiträgt.

Eine zweite Vorbemerkung betrifft die sogenannten Brechungen der Zellwände, durch welche die Regelmässigkeit der Schichtung und Reihenbildung um so mehr beeinträchtigt wird, je stärker sie hervortritt. Im

Digitized by Google

Allgemeinen sind die Brechungen dicht am Scheitel bei kleinzelligen Vegetationspunkten, sowie im Urmeristem junger Embryonen und rundlicher Organe überhaupt, auch oft in scheibenförmigen Gebilden so gering, dass sie den wahren Sachverhalt kaum verdecken. Mit zunehmendem Alter und steigender Grösse der einzelnen Zellen nehmen die Brechungen gewöhnlich zu und stören das Bild der ursprünglichen Anordnung. Soweit mir die noch weiter zu untersuchende Thatsache bekannt ist, scheinen die Brechungen ursprünglich dadurch zu entstehen, dass je zwei Wände, welche einer Richtung angehören (z. B. *A* und *a* in Fig. 3, Taf. III) und eine Wand von anderer Richtung schneiden, hier nicht ganz genau aufeinander treffen, so dass zwischen den beiden Ansatzstellen (*A*, *a*) ein anfänglich sehr kleines Stück der anderen Wandrichtung eingeschaltet ist. Mit zunehmendem Wachsthum und Turgor wird dieses anfangs oft kaum bemerkbare Stück grösser und zugleich knickt die Wand an den Ansatzstellen der beiden anderen ein, so dass aus nebeneinander liegenden viereckigen Zelldurchschnitten sechseckige werden. Im Gegensatz zu diesem Verhalten kommt bei den inneren Wänden der zwei- oder dreireihig geordneten Segmente von Scheitelzellen der Fall vor, dass die anfangs unter kleineren Winkeln aufeinander treffenden »Wände oder Wandstücke« später sich so verändern, dass sie mehr und mehr in eine Flucht zu liegen kommen, wie z. B. die zwischen *S* und *x* liegenden Wandstücke in Fig. 3, Taf. III erkennen lassen (vergl. Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Taf. XI). Für die mechanische Theorie des Wachsthums haben diese Wandbrechungen und ihre Ausgleichung gewiss mehr Bedeutung als ihnen bisher zuerkannt wurde; hier aber kann diese nicht weiter erörtert werden, vielmehr wurde ihrer nur erwähnt, weil sie das Bild des Zellnetzes oft stören, ja die wahre Beschaffenheit unkenntlich machen können. Hierbei ist aber auch hervorzuheben, dass manche Beobachter willkürlich oder unbewusst stärkere Wandbrechungen in ihren Bildern anbringen, als die Objecte selbst darbieten.

Um ein richtiges, gewissermassen ideal vollkommenes Gesammtbild des Zellnetzes im Urmeristeme zu gewinnen, thut man offenbar am besten, schwache Wandbrechungen einstweilen gar nicht zu beachten, oder solche Objecte, wo sie dominiren, auf sich beruhen zu lassen, wozu man unzweifelhaft berechtigt ist, weil in vielen Fällen nachweislich das ursprünglich regelmässige Bild des Zellhautnetzes erst nachträglich durch Wandbrechungen gestört wird. Wir befinden uns hier in einer ähnlichen Lage wie die Astronomie, wenn sie die Bahn der Planeten elliptisch nennt, was sie doch nur insofern ist, als man von den Störungen durch andere Weltkörper absieht. Ohne ein derartiges Absehen von Nebendingen, oder was dasselbe besagt, ohne dieses Schematisiren, würde überhaupt keine Theorie, keine Aufstellung eines Naturgesetzes möglich sein. Zudem kann ich mich in unserem Falle darauf berufen, dass die Mehrzahl der Beobachter von

Digitized by Google

Vegetationspunkten und jüngsten Pflanzentheilen längst gewöhnt ist, in diesem Sinne zu schematisiren. Indem man hierbei jedoch nicht von einem Princip ausgeht und der Phantasie zu freien Spielraum lässt, enthalten die Schemata zuweilen Unrichtiges. Ich habe bei der wiederholten, sorgfältigen Durchsicht aller einschlägigen Abhandlungen gefunden, dass meine schematischen Figuren, welche von einem bestimmten Princip ausgehen, den naturgetreuen Bildern der Autoren auch da entsprechen, wo die Schemata derselben Autoren ganz anders aussehen. Ich sehe darin einen weiteren Beweis für die Richtigkeit meiner Schematisirung und des ihr zu Grunde liegenden Princips der rechtwinkeligen Schneidung der Wandrichtungen.

Eine weitere Vorbemerkung ist für das Verständniss nicht nur dieses, sondern auch des folgenden Paragraphen sehr wichtig. Es ist zunächst ersichtlich, dass, wenn die Figuren auf unserer Taf. III, IV sich auf solche Pflanzenorgane bezögen, welche nur aus einer einzigen dünnen Zellschicht bestehen, die Linien ohne Weiteres die Wände und Wandrichtungen darstellen; dies ist auch dann der Fall, wenn man sich denkt, jede dieser Figuren beziehe sich auf ein Organ, welches aus mehreren über einander liegenden Zellschichten derselben Beschaffenheit besteht und bei einer gewissen Dicke von einer ebenen Ober- und Unterfläche begrenzt wird. — Nun aber sollen die Bilder nicht nur diesen Fällen entsprechen, sondern sie stellen auch Längsschnitte von Organen dar, welche einen kreisförmigen oder elliptischen oder sonst wie geformten Querschnitt besitzen. In solchen Fällen könnten die Wände, deren Bilder auf einem Längsdurchschnitt einer unserer Figuren entsprechen, auf einem anderen Längsschnitt ein ganz anderes Bild darbieten. Es ist z. B. leicht, sich einen Vegetationspunkt zu denken, der in dem einen Längsschnitt ein Bild wie Fig. 2, Taf. III darbietet, in dem darauf senkrechten Längsschnitt aber ein der Fig. 3 ähnliches oder gar ein der Fig. 10 nahekommendes[1]. Mit einem Wort, die auf einem Durchschnitt erscheinenden Linien geben durchaus noch kein Bild der wahren Form der Zellen und Zellwandflächen; man könnte aber geneigt sein, zu verlangen, dass gerade diese, d. h. die wahre stereometrische Form der Zellen und die wahre Gestalt der Wandflächen der Betrachtung zu Grunde gelegt werde. Es werden sich einzelne Fälle finden, wo dies nöthig ist. Für meinen Zweck ist es aber unnöthig, eben weil es sich nur um die Wandrichtungen und dann um die Winkel handelt, unter denen sie sich schneiden. Gesetzt auch, man hätte sich durch langes Studium und durch Modelle ein ganz klares Bild von den stereometrischen Verhältnissen eines Meristemkörpers gemacht, so würden wir doch, wenn es sich um die Wandrichtungen handelte,

---

1) Diese Figuren sind nicht für diesen Theil des Textes gezeichnet, daher nicht alle Linien einander entsprechen.

uns das Ganze der Länge und Quere nach durchschnitten denken oder das Modell wirklich zerschneiden müssen, da wir eben nur auf diese Art eine Vorstellung von dem gesuchten Verhältnisse gewinnen. Damit die auf den Schnittflächen sichtbaren Liniennetze dies leisten, müssen die Schnitte allerdings, der Symmetrie der Pflanze entsprechend, richtig geführt sein: der Querschnitt muss die gerade oder gekrümmte Wachsthums-(Symmetrie-) Axe rechtwinkelig schneiden und die Längsschnitte müssen mediane, d. h. solche sein, welche die Axe in sich aufnehmen. Unter dieser Voraussetzung wird die rechtwinkelige Schneidung der Zellwände factisch vorhanden sein, wenn die Durchschnittslinien der Zellwände so beschaffen sind, dass die Tangenten ihrer Kreuzungspunkte einander rechtwinkelig schneiden. Trifft dies für jeden richtig geführten Schnitt zu, so schneiden sich die Wände überhaupt rechtwinkelig und es ist dabei ganz gleichgültig, ob man auf verschiedenen Schnitten ähnliche oder verschiedene Liniennetze sieht.

Es ist also kein Fehler oder Mangel, wenn ich im Folgenden die Wandrichtungen und ihre Winkel einfach an Längs- und Querschnitten behandle. Eine Zellwand kann jede beliebige Form haben; wenn es aber darauf ankommt, den Winkel zu bestimmen, unter dem sie eine andere Wand schneidet, wird es immer hinreichen, dieses Verhalten auf geeigneten Schnittflächen durch beide zu prüfen, denn die hier verfolgte Aufgabe ist zunächst gar nicht die, ein anschauliches stereometrisches Bild des Urmeristems zu liefern, sondern nur die Divergenz zweier Wände an einem beliebigen Punkt ihrer Durchschnittslinie zu bestimmen. Und nun zur Erklärung der neuen Bezeichnungen.

1. Pericline Wandrichtungen sind diejenigen, welche in gleichem Sinne wie die Oberfläche des Organes gekrümmt sind; sie sind in den idealen Figuren unserer Tafeln III, IV mit *P* und *p* bezeichnet, je nachdem sie als primäre oder secundäre Wände auftreten. Am Scheitel des Vegetationspunktes laufen die periclinen Wände quer zur Wachsthumsaxe, weiter abwärts schief; wo der Vegetationspunkt in den cylindrischen oder prismatischen älteren Theil des Organs übergeht, werden sie parallel zur Axe und sind dann das, was man bisher tangentiale Längswände nannte (vergl. Fig. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 11 *P* und *p*).

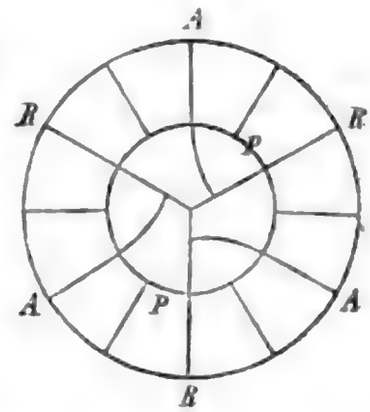
2. Anticline Wandrichtungen sind solche, deren Krümmungen derjenigen der Oberfläche des Organs, sowie auch den periclinen Richtungen entgegengesetzt sind, indem sie diese, wie unten gezeigt wird, rechtwinkelig schneiden, also ein System oder eine Schaar orthogonaler Trajectorien für jene darstellen; sie sind in den Figuren überall mit *A* und *a* bezeichnet, je nachdem sie primär oder secundär auftreten. Fig. 1, 2, 5, 7, 8, 11 zeigen, dass die Schenkel der Anticlinen dicht am Scheitel des Vegetationspunktes der Längsaxe *xx* fast parallel verlaufen, also wie Längswände aussehen, während ihre stärkst gekrümmten Theile

Digitized by Google

die Axe quer schneiden. Je weiter entfernt vom Scheitel des Vegetationspunktes, desto flacher wird ihre Krümmung und desto mehr nehmen sie in ihrer ganzen Ausdehnung den Charakter von Querwänden an.

Nach dem in den Vorbemerkungen Gesagten versteht es sich von selbst, dass eine und dieselbe Zellwand im Längsschnitt als pericline, im Querschnitt als anticline auftreten kann; vergl. z. B. den Querschnitt des Stammvegetationspunktes von Salvinia weiter unten; ebenso sind die sogenannten Sextantenwände (Holzschnitt 1) von Vegetationskegeln mit dreireihiger Segmentirung auf dem Querschnitt anticlin, auf dem Längsschnitt wenigstens theilweise periclin.

Fig. 1.



Ist der Längs- oder Querschnitt eines Meristemkörpers ein Kreis oder eine Ellipse oder diesen Formen ähnlich, so können die Anticlinen in der Nähe des Umfangs wie gerade radiale Wände aussehen (Fig. 7 Taf. IV), während sie, weiter nach innen verfolgt, sich als gekrümmte Wände leicht erkennen lassen.

3. Radiale Wände (*R* und *r* Holzschnitt 1) sind solche ebene Wände, welche die Wachsthumsaxe in sich aufnehmen und die Oberfläche des Organs rechtwinkelig schneiden; es sind also bei Vegetationspunkten immer Längswände, die nur auf dem Querschnitt sämmtlich zu sehen sind. Es ist aber zu beachten, dass auch kugelige Organe eine Wachsthumsaxe haben können und dass bei frei wachsenden Scheiben (Coleochaete scutata) die Axe senkrecht auf der Scheibenfläche steht. — Der Definition entsprechend gibt es überhaupt nur wenige Radialwände; die meisten so genannten sind nur die äusseren Fortsetzungen anticliner Richtungen, wie z. B. Fig. 7 Taf. IV zeigt; es ist dies eine Folge des Princips der rechtwinkeligen Schneidung, wonach im Mittelpunkt eines Querschnittes oder einer freien Scheibe überhaupt höchstens vier Radiale zusammentreffen können, und die rein geometrische Betrachtung führt sogar zu der Folgerung, dass diese radialen Wände als Grenzfälle anticliner Richtungen betrachtet werden können.

4. Transversale oder Querwände (*T* und *t*) nenne ich endlich solche ebene Wände oder gerade Wandrichtungen, welche die Wachsthumsaxe und die Oberfläche des Organs gleichzeitig rechtwinkelig schneiden. Derartige Wände können nur in cylindrischen oder prismatischen Organen auftreten und sie würden sich, wenn diese nach einer Richtung hin sich zuspitzen, als Anticlinen zu erkennen geben. Die Aufstellung dieser Benennung könnte daher ganz unterbleiben, da sie nur einen Grenzfall der anticlinen Richtungen bezeichnet. Ich nehme sie aber doch mit auf, weil es geschraubt und sonderbar klingen würde, die Querwände eines Spirogyrafadens u. dergl. als Anticlinen zu bezeichnen.

Digitized by Google

§ 2. Construction von Zellwandnetzen mit rechtwinkeliger Schneidung in Vegetationspunkten.

Ob ebene Zellwände oder, im Durchschnitt betrachtet, gerade Linien einander rechtwinkelig oder schief schneiden, ist eine Frage, welche mit einem hohen Grade von Genauigkeit durch das Augenmaass entschieden werden kann. Wo es sich um die Winkel handelt, welche eine gerade Wand mit einer kreisförmigen oder elliptischen Wand bildet, da würde zwar das Augenmaass nicht mehr entscheiden, aber im Allgemeinen zeigt dann eine einfache geometrische Ueberlegung, ob die Winkel rechte oder schiefe sein müssen. Auf diese Art überzeugt man sich leicht, dass die successiven Zweitheilungen in Fadenalgen durch Wände erfolgen, welche die Oberflächenwand des Fadens rechtwinkelig schneiden. Ebenso ist leicht und mit Sicherheit zu erkennen, dass die successiven Theilungsrichtungen der Zellgenerationen von Chroococcus, Merismopoedia, Synechococcus, Tetraspora, Gloeocapsa und vieler anderen einzelligen Algen (vergl. Nägeli »Gattungen einzell. Algen«) einander rechtwinkelig kreuzen; selbst bei den gekrümmten Closterien ist kein Zweifel, dass die Theilung rechtwinkelig auf den beiden gekrümmten Seitenlinien steht. Wo Sporen- und Pollenbildung durch successive Zweitheilung der Mutterzelle eingeleitet wird, ist ebenfalls die rechtwinkelige Schneidung ausnahmslos vorhanden, und wie die oben erwähnten Algenfäden verhalten sich die gegliederten Fadenhaare unzähliger Pflanzen.

Man darf wohl überhaupt sagen, dass in fast allen Fällen [1], wo das Augenmaass oder eine fast unwillkürliche Ueberlegung im Stande ist, über recht- oder schiefwinkelige Schneidung zu entscheiden, die erstere stattfindet. Man ist nun gewiss berechtigt, von diesen ungemein zahlreichen Fällen ausgehend, den Analogieschluss zu ziehen, dass auch innerhalb der eigentlichen Gewebemassen mit Zellfächerung (in Vegetationspunkten, Embryonen und jüngsten Organen überhaupt) dasselbe stattfinden werde, und in der That sind auch hier die Fälle ungemein zahlreich, wo dies nicht zweifelhaft sein kann. Die rechtwinkelige Schneidung ist unzweifelhaft in all' den Fällen, wo Eizellen nach der Befruchtung zunächst in Quadranten und Octanten zerfallen, wo keimende Sporen ihre ersten Theilungen erfahren, die durch »freie Bildung« entstandenen Endospermzellen sich durch Theilung vermehren; dagegen hört diese Gewissheit sofort auf, wenn wir uns fragen, unter was für Winkeln sich die späteren Wände in jungen Embryonen schneiden oder wenn wir gar das Zellnetz im Längsschnitt irgend eines Vegetationspunktes von complicir-

---

1) Von Ausnahmen wären z. B. die schiefen Segmentwände im Protonema der Laubmoose und vielleicht auch die Theilungen von Scenodesmosformen zu nennen, doch bleibt weitere Aufklärung darüber zu erwarten.

Digitized by Google

terem Bau betrachten. Hier sehen wir überall gekrümmte Periclinen und Anticlinen einander kreuzen; die wahre Form der Krümmungen, die noch dazu in jeder Schicht und Reihe wechseln, ist unbekannt; das Augenmaass oder eine einfache Ueberlegung sind meist unfähig, zu bestimmen, ob die Winkel an den Kreuzungen der Anticlinen und Periclinen schiefe oder rechte sind. Diese Entscheidung kann nur durch sorgfältige Ueberlegungen erfolgen und bietet auch dann statt voller Gewissheit nur Wahrscheinlichkeit.

Um in dieser Richtung einen ersten Schritt zu thun, ist zunächst zu beachten, dass von einer auf Messungen basirten Bestimmung der wahren Krümmungsformen der Anti- und Periclinen kaum die Rede sein kann, wenn es sich nicht gerade um Kreise handelt; und selbst wenn solche Messungen möglich wären, müssten sie an einzelnen Objecten hundertfältig wiederholt werden, da die Zahl der Anti- und Periclinen eine meist sehr beträchtliche ist. Ich glaube auf diese Entscheidungsart unserer Frage wird jeder mit der Sache Vertraute gern verzichten.

Ich habe daher einen ganz anderen Weg eingeschlagen. Wenn es gelingt, aus Anticlinen und Periclinen von bekannter Krümmung und mit der Eigenschaft, einander rechtwinkelig zu schneiden, Bilder zu construiren, welche den verschiedenen Durchschnitten von Vegetationspunkten und anderen jüngsten Pflanzentheilen in allen wesentlichen Verhältnissen ähnlich sind, so wird daraus mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit folgen, dass auch die Objecte selbst ihren Gesammtcharakter dem Umstand verdanken, dass ihre Anti- und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden, oder dass die einen die orthogonalen Trajectorien der andern sind.

Das einzuschlagende Verfahren zur Construction solcher Bilder lässt sich zum Theil aus dem Anblick der Durchschnitte vieler Vegetationspunkte ableiten. Sehr häufig haben die medianen Längsschnitte derselben parabelähnliche Umrisse und auch die Periclinen machen den Eindruck von Parabeln. In selteneren Fällen erscheint die Wölbung des Vegetationspunktes im Längsschnitt wohl halb elliptisch oder halb kreisförmig. Querschnitte von Vegetationspunkten sind entweder kreisrund oder ellipsenähnlich, und ebenso ist es bei Durchschnitten von Embryonen, Haarköpfchen u. s. w. und bei frei wachsenden Scheiben. Ob diese Umrissformen im mathematischen Sinne echte Parabeln, echte Kreise, Ellipsen sind, kann direct nicht entschieden werden. Es ist jedoch erlaubt, probeweise anzunehmen, dies sei wenigstens in gewissen Fällen so, und diese Annahme bietet den grossen Vortheil, dass man es mit krummen Linien von sehr bekannter Natur, mit den Kegelschnitten zu thun hat. Es kam also jetzt die Frage auf Folgendes hinaus: wenn man einräumt, dass die Umrisse eines Meristemkörpers und seine Periclinen irgend einer Form von Kegelschnitten entsprechen; wie müssen dann die Anticlinen beschaffen sein, damit sie jene rechtwinkelig schneiden? Diese Auf-

Digitized by Google

gabe kann selbst mit sehr geringen geometrischen Kenntnissen, wie es die meinigen sind, gelöst werden, man bekommt durch ihre Lösung geometrisch construirte Liniensysteme, welche bei überall rechtwinkeliger Schneidung vielen bekannten Zellnetzen so ähnlich gemacht werden können, dass kaum noch nennenswerthe Unterschiede übrig bleiben. Man kann dann einen Schritt weiter gehen: die aus Kegelschnitten construirten Copien wirklicher Zellhautnetze bieten vielfach äusserst charakteristische Bilder dar, die man sich leicht einprägen kann, und es zeigt sich dann, dass man sehr häufig Zellwandnetzen begegnet, welche offenbar jene Charaktere mit mehr oder minder grossen Abweichungen ebenfalls darbieten. Es leuchtet ein, dass ein aus Parabeln oder ein aus Ellipsen und Hyperbeln construirtes Schema auch solchen Zellnetzen ähnlich sehen muss, denen nicht eigentlich Parabeln, sondern nur parabelähnliche Linien, oder solche, denen nicht echte Ellipsen und Hyperbeln, sondern andere jenen ähnlich gekrümmte Linien zu Grunde liegen, und da die aus genau bekannten Linien construirten Bilder überall rechtwinkelige Schneidung haben, so darf man mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass jene anderen dieselbe Eigenschaft ganz oder doch nahezu haben werden. — Auf diese Weise wurde mir erst klar, warum gewisse ganz eigenthümliche Krümmungen und Anordnungen von Zellwänden immer und immer wiederkehren, auch wo es sich um Organe von der verschiedensten morphologischen Bedeutung handelt.

Im Grunde läuft mein Verfahren auf ganz ähnliche Schlussfolgerungen hinaus, wie die bei der mechanischen Deutung der zelligen Knochensubstanz im Hals des menschlichen Oberschenkels[1], deren Anordnung ein Bild darbietet, welches die grösste Aehnlichkeit mit dem Verlauf der Druck- und Zuglinien eines belasteten Krahns besitzt. Auch in diesem Fall handelt es sich darum, aus dem Gesammtbild der mathematischen Linien einerseits und dem Gesammtbild der Knochensubstanz andrerseits, die Uebereinstimmung des Princips beider zu folgern; da wirkliche Messungen der wahren Krümmungen an den Knochenbälkchen ebensowenig thunlich sind, wie an den Anti- und Periclinen der Vegetationspunkte. Auf ganz derselben logischen Operation beruhen Schwendener's Anwendungen der mechanischen Principien auf die Deutung der Querschnittsbilder von Monocotylenstengeln[2].

Die Figuren auf Taf. III und IV (mit Ausnahme von Fig. 8) sind nun sämmtlich aus Parabeln, Ellipsen, Hyperbeln so construirt, dass sich sämmtliche Anticlinen jedesmal mit sämmtlichen Periclinen rechtwinkelig schneiden. Man kann auf diese Art unzählige verschiedene Bilder her-

1) J. Wolf: Ueber die innere Architektur der Knochen, in Virchow's Archiv B. 50.

2) Schwendener: Das mechanische Princip im anat. Bau der Monocotyl. Leipzig 1874.

stellen. Die hier gegebenen sind jedoch den bekannten guten Abbildungen nachgebildet, durch geeignete Wahl der Entfernungen der Linien unter sich, durch Auslassung einzelner Bruchstücke, durch die Lage der Axen u. s. w. Es sind also gewissermassen Copien, die nur betreffs der rechtwinkeligen Schneidung unabhängig von den Originalen gewonnen, ihnen aber auch darin ähnlich sind. Ich habe übrigens nicht gerade vollständige Copirung angestrebt, sondern meine Figuren so gehalten, dass sie als Typen für je eine Anzahl verschiedener Fälle gelten können. Dennoch wird man in Fig. 1 leicht das Schema eines kleinzelligen Vegetationskegels einer phanerogamenen Pflanze wiedererkennen; es leuchtet ein, dass man ihn nach Belieben schlank oder breit machen kann [1]. Ebenso könnte Fig. 2 einem Thallusende von Dictyota (nach Nägeli) oder dem Verticalschnitt durch den Thallus von Metzgeria furcata entsprechen, während Fig. 10 dem Horizontalschnitt der letzteren entspricht [2]. In unserer Fig. 3 wird man leicht die Aehnlichkeit mit dem medianen Längsschnitt eines Equisetumscheitels [3] wieder erkennen, sie würde aber auch in der Hauptsache dem einer Selaginella mit zweireihiger Segmentirung entsprechen [4]; es ist absichtlich keine Rücksicht darauf genommen, ob ein Segment zuerst durch Anticlinen oder zuerst durch Periclinen weiter getheilt wird u. dgl. — Fig. 4 kann als Schema kreisförmiger Scheiben (Coleochaete scutata, Melobesia u. s. w.), aber auch zugleich für rundliche Blattlappen von Farnen, ebenso für Querschnitte cylindrischer oder conischer Organe dienen. In Fig. 5 und 6 sind Fälle von eingesenkten Vegetationspunkten dargestellt; Fig. 5 kann als Schema für ältere Prothallien von Polypodiaceen dienen; Fig. 6 ist dem Längsschnitt durch den Scheitel von Fucus vesiculosus (rechtwinkelig zur Scheitelzellreihe) nachgebildet [5]. Unsere Fig. 7 kann als medianer Längsschnitt eines Vegetationspunktes mit elliptischer Wölbung und hyperbolischen Anticlinen gelten, wie solche zuweilen an Wurzeln vorzukommen scheinen [6]. Vielleicht entspricht unsere Fig. 9 dem Zellnetz in jungen Sphagnumblättern nach Nägeli's Darstellung [7]. Dass Fig. 11 und 12 häufig vorkommenden Längsschnitten durch Wurzelenden mit und ohne Scheitelzellen entsprechen, wird sofort ersichtlich sein.

Weitere Beispiele, wo die Aehnlichkeit zwischen den Originalbildern

---

1) Man vergl. hiermit z. B. Hanstein, Die Scheitelzellgruppe in Veget.-P. der Phan. Taf. III, und Warming, Recherches sur la ramific. des Phan. Taf. IX, Fig. 2, 4, 13.

2) Vergl. Pringsh. Jahrb. IV, Taf. V.

3) Cramer: Die pflanzenphysiol. Unters. v. Nägeli u. Cramer Heft 3, Taf. 23.

4) Pfeffer in Hanstein's bot. Abh. Heft 3 u. Treub, Recherch. s. les org. de la végét. du Selaginella 1877 T. I, 9, 19.

5) Rostafinski, Beiträge zur Kenntniss der Tange Heft I, T. I, 9.

6) Strasburger: die Coniferen u. Gnet. Taf. 24 u. de Bary, Vergl. Anatomie p. 14.

7) Nägeli, Pflanzenphys. Unters. Heft I, Taf. IX, Fig. 1—6.

Digitized by Google

und den geometrisch construirten Copien mit rechtwinkeliger Schneidung noch viel deutlicher hervortritt, werden in § 3 folgen und wem die hier angezogene Literatur nicht zugänglich sein sollte, der wird hinreichende Beispiele zur Vergleichung mit unserer Tafel in meinem Lehrbuch finden.

Das Eigenthümliche meiner schematischen Figuren liegt, wie erwähnt, darin, dass die Anticlinen die orthogonalen Trajectorien der Periclinen darstellen und dass sie, der leichten geometrischen Behandlung wegen, aus Kegelschnitten construirt sind.

Dieser Construction liegen nun folgende Sätze zu Grunde:

1. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes eine Parabel (Taf. III und IV, Fig. 1, 2, 3, 5, 6) und sind auch seine sämmtlichen Periclinen Parabeln, so bilden sie mit dem Umriss selbst eine Schaar confocaler Parabeln von verschiedenem Parameter, deren gemeinsamer Focus in den Figuren durch den Durchschnittspunkt der Linien xx und yy angegeben ist, welche Linien die Richtung der Axe und des Parameters angeben. Sollen die Anticlinen die orthogonalen Trajectorien der Periclinen sein, so müssen in diesem Fall auch die Anticlinen eine Schaar confocaler Parabeln darstellen und zwar so, dass ihr gemeinsamer Focus und ihre Axe mit dem Focus und der Axe der Periclinen zusammenfallen; die Linien xx und yy sind also zugleich Axe und Parameterrichtung der Anticlinen.

2. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes eine Hyperbel[1]), und sind auch sämmtliche Periclinen confocale Hyperbeln mit derselben Axenrichtung und von verschiedenem Parameter, so sind die Anticlinen die orthogonalen Trajectorien der Periclinen, wenn sie eine Schaar confocaler Ellipsen darstellen, welche den Focus und die Axenrichtung mit jenen gemein haben.

3. Ist der Umriss eines Vegetationspunktes (oder einer Meristemscheibe) eine Ellipse, und sind auch sämmtliche Periclinen confocale Ellipsen, die nach innen hin immer gedehnter werden, so sind die Anticlinen orthogonale Trajectorien der Periclinen, wenn sie eine Schaar confocaler Hyperbeln darstellen, welche die Brennpunkte der confocalen Ellipsen umlaufen und die Axenrichtung mit jenen gemein haben. Unsere Fig. 7, Taf. IV stellt diesen Fall dar, doch so, dass der Vegetationspunkt von einer halben Ellipse begrenzt wird, deren grosse Axe durch xx, deren Parameter durch yy dargestellt ist. Der Durchschnittspunkt beider ist der eine Brennpunkt der Ellipse, also zugleich der der Periclinen und der der anticlinen Hyperbeln[2]).

Die drei Sätze würden sich in einen zusammenziehen lassen, da 3 nur die Umkehrung von 2 und der Satz 1 nur der Grenzfall von 2 und 3 ist.

---

1) Da die entsprechenden Constructionen Bilder liefern, welche von den parabolischen nicht auffallend verschieden sind, so habe ich für diesen Fall keine Figuren beigefügt.

2) Vergl. Schloemilch: Uebungsbuch zum Studium der höheren Analysis II, p. 299.

Digitized by Google

Da der Kreis als eine Ellipse mit unendlich kleiner Excentricität (Entfernung der Brennpunkte) betrachtet werden kann, so können die Radien des Kreises als Hyperbeln von unendlich kleinem Parameter gelten. Ebenso kann die kleine Axe einer Ellipse als eine gerade gestreckte Hyperbel gelten, welche den Grenzfall zwischen den beiden, die Brennpunkte der Ellipse umlaufenden Hyperbelscharen darstellt; übrigens ergiebt dies schon die Betrachtung von Fig. 7. Diese Betrachtungen können gelegentlich zur Deutung von Zellhautnetzen benutzt werden. Käme z. B. der Fall vor, dass der Scheitel eines Vegetationspunktes von einer geraden Linie begrenzt wäre, statt gradliniger Zellreihen aber elliptische Anticlinen und hyperbolische Periclinen besässe, so würde sich die Deutung ohne Weiteres aus dem Gesagten ergeben. Um sich diesen Fall zu veranschaulichen, drehe man Taf. III, IV so um, dass die Wölbung von Fig. 7 abwärts gekehrt ist und dass die kleine Axe der Ellipse die nach oben gekehrte Scheitelfläche darstellt. Es würde derartiges wohl eintreten können, wenn ein anfangs hyperbolischer Vegetationspunkt immer flacher wird.

Die Herstellung der schematischen Zellhautnetze mit rechtwinkeliger Schneidung kann nun leicht in folgender Art bewerkstelligt werden. Man zeichnet auf steifen Carton eine grössere Anzahl von Parabeln, Hyperbeln und Ellipsen von verschiedenem Parameter, bezeichnet die Axen und Parameter, und schneidet die Figuren sorgfältig aus. Nachdem man ferner auf dem Papier, welches das Zellenschema aufnehmen soll, zwei rechtwinkelig gekreuzte gerade Linien gezogen hat, welche der Axe und dem Parameter der confocalen Curven entsprechen, während ihr Kreuzungspunkt den gemeinsamen Focus bildet, legt man die Cartonmodelle so auf, dass die Axen und Parameter mit denen des herzustellenden Bildes sich decken, und umfährt die Modelle mit der Bleistiftspitze. Die Entfernungen der Periclinen und Anticlinen unter sich können denen eines zu copirenden Zellhautnetzes nachgebildet werden, indem man Modelle von geeignetem Parameter benutzt.

Auf diese Art sind die Figuren auf Taf. III und IV mit Ausnahme von Fig. 4 und 8 hergestellt.

Die Voraussetzung für eine derartige Copirung oder Schematisirung von Zellhautnetzen ist die, dass die Periclinen und Anticlinen sich überhaupt als confocale Curven darstellen. Das ist nun aber keineswegs immer, wenn auch gewöhnlich der Fall. Sehr häufig sind Vegetationspunkte am Scheitel abgeflacht oder gar eingesenkt, wie Fig. 8, Taf. IV, so dass unsere Construction sie nicht mehr nachahmen kann. Dennoch zeigt der Verlauf der Anticlinen, soweit man im Stande ist, nach dem Augenmaass zu urtheilen, dass sie auch in diesen Fällen die Periclinen rechtwinkelig schneiden. Es kommt aber wohl auch vor, dass dies nicht geschieht; ist Letzteres der Fall, so glaube ich, dass nachträgliches Wachsthum die

Digitized by Google

ursprünglich orthogonal-trajectorische Anordnung gestört, Verschiebungen bewirkt hat, worauf ich weiter unten zurückkomme.

Von derartigen Fällen sind aber diejenigen zu unterscheiden, wo von einer confocalen Anordnung der Periclinen und Anticlinen überhaupt keine Rede sein kann, was aber keineswegs ausschliesst, dass sich dieselben rechtwinkelig schneiden. Die klarsten Beispiele für diesen Fall liefern die Wurzelhauben der Kryptogamen mit Scheitelzelle (wie Fig. 12, Taf. IV) und viele Wurzelhauben von Angiospermen (wie Fig. 11). Die einzelnen Kappen und Schichten derselben bilden, wie der Anblick der Objecte oder guter Bilder sofort zeigt, entschieden nicht confocale Curven und dem entsprechend sind auch die Anticlinen nichts weniger als confocal unter sich oder mit den Periclinen. Die Anticlinen erheben sich über den Scheitel des Wurzelkörpers gewissermassen wie die Strahlen eines Springbrunnens, ihre Convexitäten der Wachsthumsaxe und dem Scheitel zukehrend, während im confocal gebauten Wurzelkörper die Anticlinen gegen den Scheitel concav gekrümmt sind. Aehnliche Bilder, wie die meisten Wurzelhauben, bieten übrigens auch manche Vegetationspunkte von anderer Natur, so z. B. im jungen Ovulum und in männlichen Blüthenanlagen von Ephedra nach Strassburger's Abbildungen[1]).

In den bisher genannten und manchen anderen Fällen nicht confocalen Baues von Vegetationspunkten und Wurzelhauben machen die Periclinen gewöhnlich den Eindruck, als ob eine Parabel so hingeschoben worden wäre, dass ihre Axe immer mit der Längsaxe des Organs zusammenfällt, wonach sich dann der Verfauf der orthogonalen Anticlinen richtet. Um derartige Constructionen kurz bezeichnen zu können, will ich sie coaxiale, im Gegensatz zu den gewöhnlichen confocalen, nennen.

Die Herstellung genauer Bilder mit rechtwinkeliger Schneidung aller Wände ist in diesem Fall nicht so leicht, wie im vorigen, da die Zeichnung von Modellen für die orthogonalen Trajectionen sehr zeitraubend werden müsste. — Die Lösung der allgemeinen Aufgabe, die Trajectorien irgend einer Curve zu finden, wenn letztere in ihrer Ebene parallel einer gegebenen Richtung verschoben wird, findet sich bei Schlömilch: Uebungsbuch zum Studium der höheren Analysis II. p. 300.

Jedenfalls steht soviel fest, dass bei ganz gleichem Umriss der innere Bau confocale oder nicht confocale Linien zeigen kann. Schematisch veranschaulicht ist dies in Fig. 11 und 12, Taf. IV, wo die Kappen der Wurzelhaube genau mit demselben Parabelmodell gezeichnet sind, wie der Umriss des Wurzelkörpers, und die typische Aehnlichkeit dieser Bilder mit wirklich vorkommenden Wurzelspitzen wird Niemand leugnen.

Die Thatsache aber, dass Organe von gleichem Umriss confocale

1) Strassburger: Coniferen u. Gnetaceen Taf. XIV, Fig. 3 u. 4; Taf. XV, Fig. 45, 47.

Digitized by Google

und nicht confocale[1]) Constructionslinien zeigen können, während die rechtwinkelige Schneidung in beiden Fällen stattfindet, weist uns darauf hin, dass der Verlauf der Constructionslinien, ob sie nämlich confocal oder nicht confocal sind, auf einer Verschiedenheit der Vertheilung des Wachsthums im Inneren beruht; ist dies der Fall, so wird man aus dem Verlauf der Anti- und Periclinen auf die Vertheilung des Wachsthums im Inneren eines Vegetationspunktes oder sonstigen Meristemkörpers schliessen können, worauf ich in einem späteren § zurückkomme.

§ 3. Geschlossene Meristemflächen.

Die Längsschnitte der Vegetationspunkte sind nur nach vorn, am Scheitel und in dessen nächster Umgebung scharf begrenzt; nach hinten geht das Urmeristem so stetig in die sich differenzirenden Gewebe über, dass eine Grenze überhaupt nicht gezogen werden kann; der Meristemkörper eines Vegetationspunktes ist nach hinten gewissermassen offen oder nicht geschlossen. Im Gegensatz dazu will ich als geschlossene Meristemflächen alle diejenigen bezeichnen, welche allseitig begrenzt und ganz mit Meristem erfüllt oder doch am Umfang von Meristem gebildet sind. In diesem Sinne ist auch der Querschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes eine geschlossene Meristemfläche; eine solche kann auch gebildet werden von frei wachsenden Gewebescheiben, wie Coleochaete scutata, oder von Längs- und Querschnitten junger Embryonen oder von Brutknospen, Haarköpfchen u. dergl. — Die Aufstellung dieses Begriffs mag für andere Zwecke überflüssig sein, für die hier anzustellenden Betrachtungen ist die Zusammenfassung so heterogener Dinge gerade deshalb von Interesse, weil sie trotz ihrer sonstigen Verschiedenheit ähnliche Zellhautnetze darbieten, die sich leicht auf ein einziges Schema zurückführen lassen.

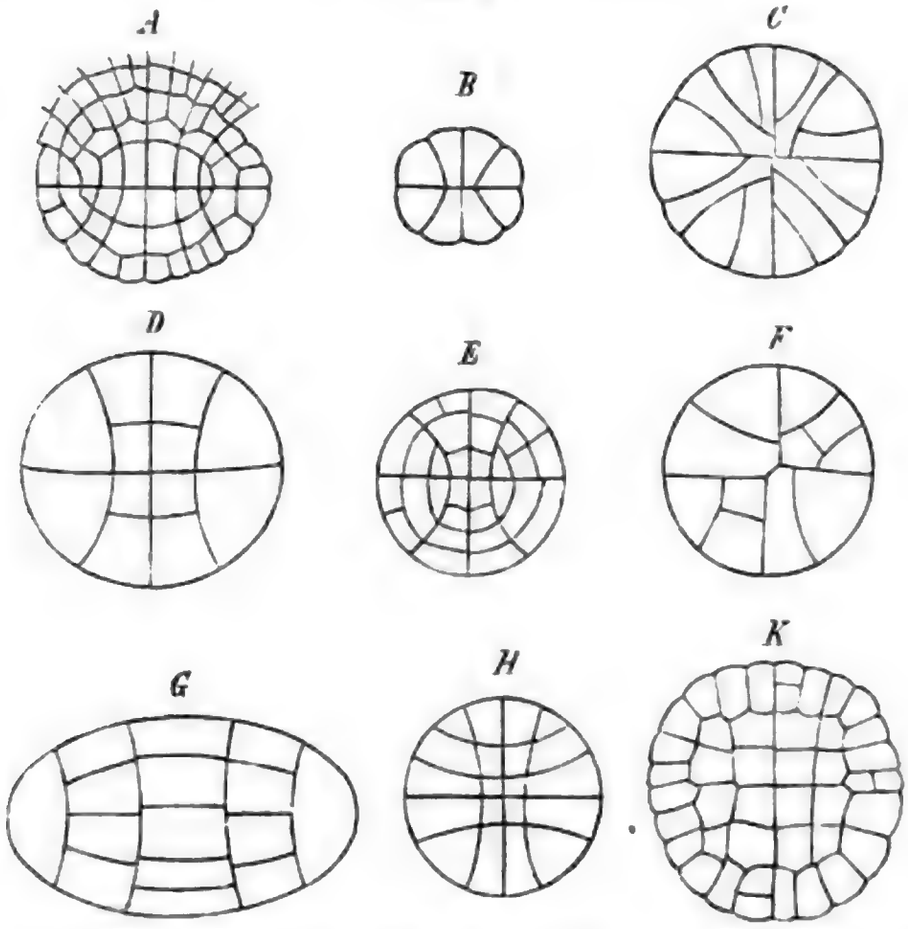
Die Vergleichung der verschiedensten Objecte zeigt, dass es für das Zustandekommen des späteren Gesammtbildes gleichgiltig ist, ob die Meristemscheibe ursprünglich aus einer einzigen Zelle bestand oder ob sie ihre Entstehung selbst vorausgehenden Theilungen verdankt. So geht bekanntlich ein Querschnitt durch den Vegetationskegel von Salvinia und Azolla (Holzschnitt 2 *D E*) durch zwei Segmente der Scheitelzelle und zeigt in Folge dessen eine Wand, welche die Scheibe in zwei gleiche Hälften theilt; die weiteren Theilungen verlaufen aber genau so, als ob die Querscheibe ursprünglich einzellig und als ob die erste Wand eine

1) Bei nicht confocaler Construction scheint es häufig vorzukommen, dass die periclinen Wände nur spät und unvollkommen sich ausbilden (z. B. Auszweigungen junger Blätter von Marsilia); in solchen Fällen erkennt man den nicht confocalen (aber wahrscheinlich conaxialen) Bau sofort an den Krümmungen der Anticlinen, welche ihre Convexitäten der Wachsthumsaxe und dem Scheitel zukehren.

Digitized by Google

Halbirungswand der einzelligen Scheibe wäre. — Im Grunde ist es ebenso bei den Querschnitten durch Vegetationskegel mit dreireihiger Segmentirung, wie denen der Equiseten- und Farnwurzeln und bei Stammspitzen von Equisetum, wo der Querschnitt drei radiale Wände zeigt, welche ihn in drei gleiche Theile zerlegen (Holzschnitt p. 59); diese einander unter 120° schneidenden Radialwände sind bekanntlich eine Folge der dreireihigen Segmentirung der Scheitelzelle. Die Querscheibe war überhaupt niemals einzellig, sondern von vornherein dreitheilig. Die weiteren Theilungen in den drei Sectoren verlaufen nun aber gerade so, wie es unter diesen veränderten Umständen der rechtwinkeligen Schneidung entspricht, wie sofort einleuchtet, wenn man die Sextantenwände in Holzschnitt 1 mit den Octantenwänden in Holzschnitt 2 *A* bis *F* vergleicht.

Fig. 2.



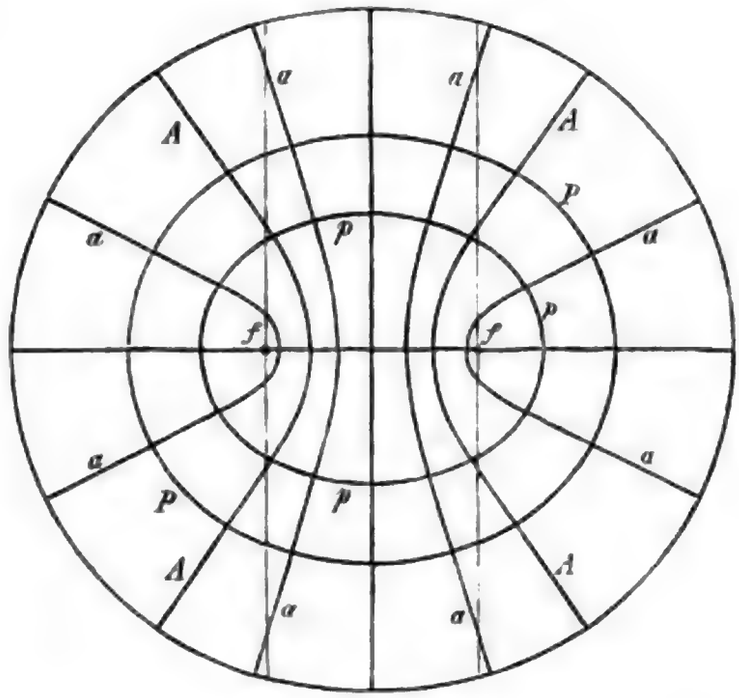
A Keimscheibe von Melobesia Lejolisii nach Rosanoff. *B C* Scheitelansicht des Haarköpfchens von Pinguicula vulgaris. *D* Querschnitt des Vegetationskegels von Salvinia nach Prinosheim. *E* Dasselbe von Azolla nach Strassburger. *F* Wurzelkappe von Equisetum nach Nägeli und Leitgeb. *G* Querschnitt eines Blattnerven von Trichomanes nach Prantl. *H K* Querschnitte durch verschieden alte Sporogonien von Andreaea nach Kühn.

Da, wie es scheint, die Mehrzahl der geschlossenen Meristemflächen elliptischen Umriss besitzt und die Behandlung dieses Falls sich durchsichtiger machen lässt, als die Schneidungen in kreisförmigen Scheiben, die selbst am besten auf den Grenzfall der Ellipse mit unendlich kleiner Excentrität zurückgeführt werden, so mag zunächst in Holzschnitt 3 das

Schema für die Anordnung des Zellhautnetzes in einer elliptischen Fläche vorgeführt werden. Es ist hierbei eine confocale Anordnung der Peri- und Anticlinen ins Auge gefasst, da, wie es scheint, disfocale Anordnungen in elliptischen Meristemflächen nicht vorkommen.

Der Forderung der rechtwinkeligen Schneidung wird nun dadurch Genüge gethan, dass die Ellipse durch zwei gerade radiale succedane Wände in Quadranten zerlegt wird, welche der kleinen und grossen Axe entsprechen und sich im Mittelpunkt schneiden. Indem wir es für unseren Zweck als ganz gleichgiltig betrachten, welche weiteren Wände nun zuerst auftreten und welche folgen, und nur die rechtwinkelige Schneidung im Auge behalten, versteht es sich von selbst, dass die nunmehr auftretenden Periclinen *P p* ebenfalls Ellipsen sein müssen, und weil sie die Brennpunkte mit der Umfangsellipse gemein haben, nach innen hin immer gestreckter werden müssen. Die Anticlinen (*A* und *a*), sie mögen früher oder später auftreten, müssen nach dem in § 2 Gesagten Hyperbeln sein, welche die beiden Brennpunkte der confocalen Ellipsen umlaufen, wenn rechtwinkelige Schneidung stattfinden soll. Die hyperbolischen Anticlinen sind nach der gemachten Voraussetzung die orthogonalen Trajectorien der elliptischen Periclinen und umgekehrt.

Fig. 3.



Beachtet man nun ferner, dass es ganz von der Natur der Pflanzenspecies abhängt, ob die einen Wände früher oder später auftreten, ob die Constructionslinien ganz oder nur bruchstückweise vertreten sind, was an der Gültigkeit unseres Schemas nichts ändert, so wird man die im Holzschnitt 2 dargestellten Zellhautnetze, zunächst *A*, *B*, *D*, *G* ohne jede Schwierigkeit auf unser Schema zurückführen können. Die Linien in den genannten Figuren verlaufen ebenso, wie sie dargestellt sind, weil die Umrisse Ellipsen sind, weil die Anordnung eine confocale ist und weil die Anti- und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden. Wäre die rechtwinkelige Schneidung und Confocalität nicht die Grundbedingung für die Anordnung der Zellen, so wäre durchaus nicht einzusehen, warum so ganz verschiedene Gebilde von elliptischem Umriss, wie sie in Holzschnitt 2 dargestellt sind, und viele andere, gerade diese und keine andere Anord-

Digitized by Google

nung der Constructionslinien zeigen sollten. Um dies recht klar einzusehen, denke man sich nur in den genannten Figuren, ähnlich wie es in *A* ohnehin der Fall ist, die Periclinen zu vollständigen Ellipsen ergänzt. — Wie durchgreifend unserem Schema Genüge geleistet wird, zeigt auch der Umstand, dass Querschnitte sehr junger Gefässbündel, wenn sie elliptischen Umriss haben, die dem Holzschnitt 3 entsprechende Anordnung der Zellen zeigen; so ist es z. B. in sehr jungen Blättern von Zea Mais, und in Internodien von Clematisarten. Man sieht dergl. freilich erst dann, wenn man weiss, worauf es ankommt, wie in vielen anderen Fällen.

Man könnte nun vielleicht einwenden, dass die elliptische Form der Umrisse oft nur eine scheinbare, dass sie nur ein der Ellipse ähnliches Oval sei und dass demzufolge die Anticlinen auch nicht wirkliche Hyperbeln, sondern nur hyperbelähnliche Linien seien. Ich habe gegen diese Annahme nichts einzuwenden, wenn man nur zugiebt, dass die Anticlinen und Periclinen einander rechtwinkelig schneiden. Dass dies aber wirklich der Fall ist, wird, wie ich glaube, durch eine einfache Ueberlegung zur Gewissheit. Wenn die rechtwinkelige Schneidung nicht das Constructionsprincip wäre, wie ist es dann zu begreifen, dass den elliptischen oder ellipsenähnlichen Umrissen und Periclinen jederzeit hyperbolische oder hyperbelähnliche Anticlinen entsprechen? Warum sollten nicht bei Organen von ganz verschiedener morphologischer Natur Zellnetze der allerverschiedensten Form entstehen? Selbst die Unterscheidung in Periclinen und Anticlinen würde dann als sinnlos wegfallen; wenn diese einander nicht unter einem bestimmten Winkel schneiden müssen, was hindert sie dann, einander und die Umfangslinie in allen möglichen Winkeln zu schneiden, und Zellhautnetze jeder erdenklichen Form zu bilden? Von der jetzt als Erklärungsgrund so beliebten Erblichkeit kann doch wohl hier keine Rede sein, wo es sich um völlige Uebereinstimmung von Haarköpfchen und Embryonen, von Blattnerven und Thallusscheiben u. s. w. handelt.

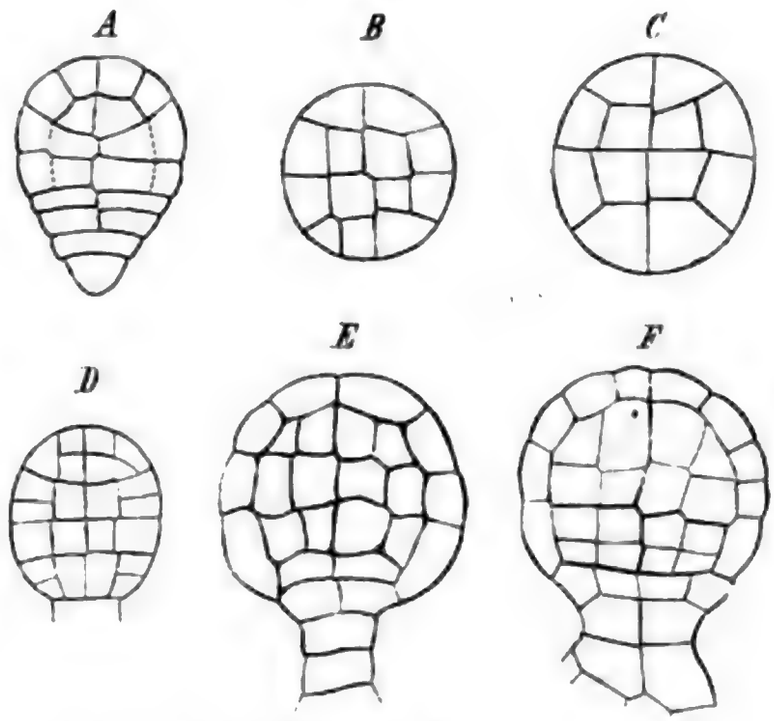
Nun denken wir uns ferner, in unserem Schema Holzschnitt 3 verkürze sich die Excentricität der Ellipse mehr und mehr, diese runde sich mehr und mehr zum Kreise, bis endlich ihre beiden Brennpunkte in einen Punkt zusammenfallen und aus der Ellipse ein Kreis wird. Wird hiebei das Princip der rechtwinkeligen Schneidung beibehalten, so müssen die hyperbolischen Anticlinen schliesslich in gerade Linie übergehen, welche die Radien des Kreises darstellen. In einer kreisförmigen Meristemscheibe müssten also nicht nur die ersten einander rechtwinkelig kreuzenden Quadrantenwände, sondern auch die später auftretenden streng radiale sein, sämmtliche Wände müssten fächerartig vom Centrum aus gegen die Peripherie verlaufen. Man bemerkt nun, dass dies dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung durchaus zuwider wäre, die radialen Wände würden wohl auf dem kreisformigen Umfang rechtwinkelig sein,

Digitized by Google

aber im Centrum sehr spitze Winkel bilden. Das kommt nun in der That nicht vor und wird in der Pflanze dadurch vermieden, dass, wie Holzschnitt 2 *C*, *F*, *H* zeigt, die Wände, welche nach den Quadrantenwänden entstehen, sich nicht im Mittelpunkt, sondern vorher an die Quadrantenwände selbst mit der entsprechenden Biegung ansetzen. Hierbei ist nun noch eine Verschiedenheit der Kreisscheibe von der elliptischen zu bemerken. Die letztere weist, wie Fig. *A*, *B*, *D*, *G* (Holzschnitt 2) zeigt, nur zwei Systeme von Anticlinen auf, welche die grosse Axe schneiden und den beiden Brennpunkten in dieser entsprechen. In der Kreisscheibe dagegen kommen vier Systeme von Anticlinen zum Vorschein (*C*, *H*), entsprechend den vier gleichen Armen des Kreuzes, welches die Quadrantenwände bilden, und in jedem Octanten können dann wie in *C* noch Anticlinen einer höheren Ordnung auftreten, welche sich an die der ersten ansetzen.

Geschlossene Meristemflächen brauchen indessen nicht immer elliptisch oder kreisförmig zu sein; sie können auch polarisirte Figuren bilden, d. h. der Umriss kann an dem einen Ende eine andere Form haben als am anderen, wie der Längsschnitt der Moosfrucht Holzschnitt 4 *A*. Ist in diesem Falle das eine Ende des Längsschnittes elliptisch geformt, so erblickt man auch die entsprechenden hyperbolischen Anticlinen. Das verjüngte Ende der Figur, gewissermassen den Stiel bildend, zeigt anders geformte Anticlinen, die aber, so weit das Augenmaass entscheidet, wohl als solche zu betrachten sind, welche die Umfangscurve rechtwinkelig schneiden. Die zahlreichen von Leitgeb und Kienitz-Gerloff gegebenen Abbildungen von Längsschnitten verschiedener Moosfrüchte bieten die mannichfaltigsten Beispiele verschiedener Umfangscurven und der ihnen entsprechenden Anticlinen.

Fig. 4.



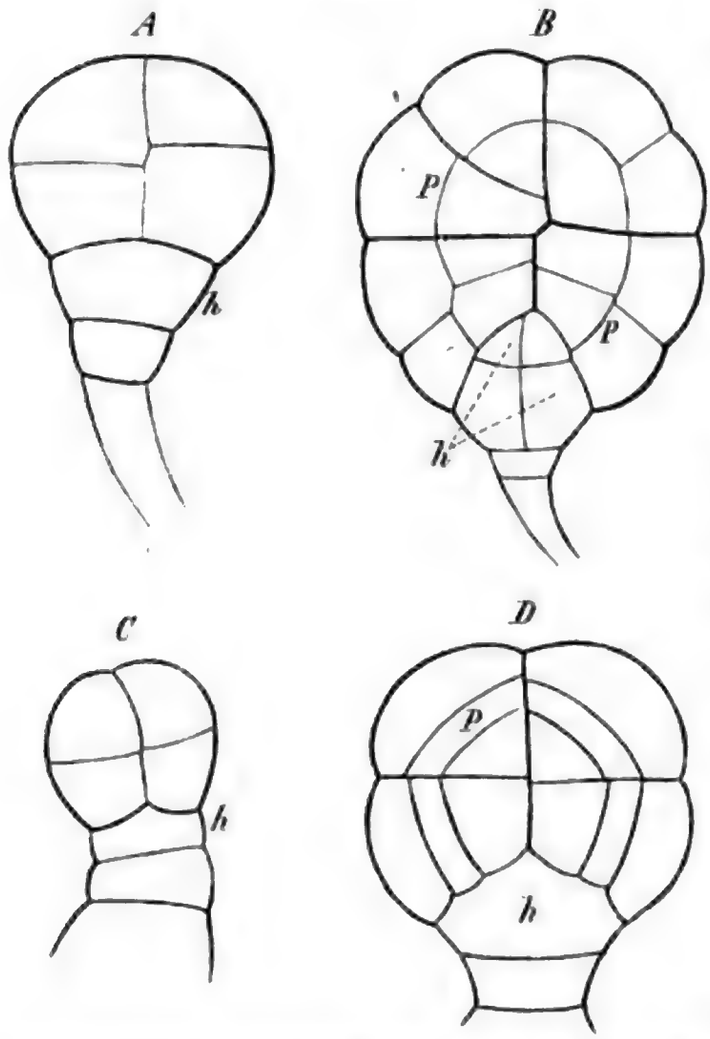
A Längsschnitt, *B* Querschnitt des Embryos von Lejeunia calcarea nach Leitgeb. *C* Getheilte Centralzelle des Antheridiums von Cyathea medullaris nach Bauke. *D* Junge Brutknospen von Lunularia nach Nägeli. *E* Embryo von Nicotiana nach Hanstein. *F* Längsschnitt des Antheridiums von Anthoceros nach Waldner.

In vielen anderen Fällen ist der stielartige Theil des Organs von diesem viel schärfer abgesetzt und zudem der Stiel selbst mit dem an-

Digitized by Google

deren Ende an das mütterliche Organ befestigt. Dem schroffen Uebergang von dem Köpfchen zum Stiel entsprechend, sind dann auch die rechtwinkelig schneidenden Anticlinen anders als im vorigen Fall gestaltet, wie Holzschnitt 4 *D*, *E*, *F* zeigt. Diese Bilder sind nach den genannten Autoren möglichst genau mit allen Brechungen und ohne jede Schematisirung meinerseits copirt; in der Nägeli'schen Figur *D* tritt die Aehnlichkeit mit unserem Schema 3 sofort deutlich hervor, weniger ist dies bei *F*, am wenigsten bei *E* der Fall und ich zweifle nach eigener Erfahrung in diesen Dingen nicht, dass, wenn die Zeichnungen *E* und *F* unter dem Einfluss des Satzes von der rechtwinkeligen Schneidung gezeichnet oder einfach nach den Objekten photographirt wären, auch in ihnen die dem Schema entsprechende Anordnung deutlicher hervortreten würde. Wie sehr es bei Herstellung der Zeichnungen von derartigen Objecten auf die subjective Wahrnehmung ankommt, zeigt nicht nur die Vergleichung von *A* und *D* einerseits mit *E* und *F* andererseits, sondern auch mit Kny's Zeichnungen von jungen Osmunda-Vorkeimen (Jahrb. f. w. Bot. VIII, Taf. I), wo die ohne die Kenntniss unseres Princips dargestellten Anticlinen doch zum grossen Theil richtig gekrümmt sind.

Fig. 5.



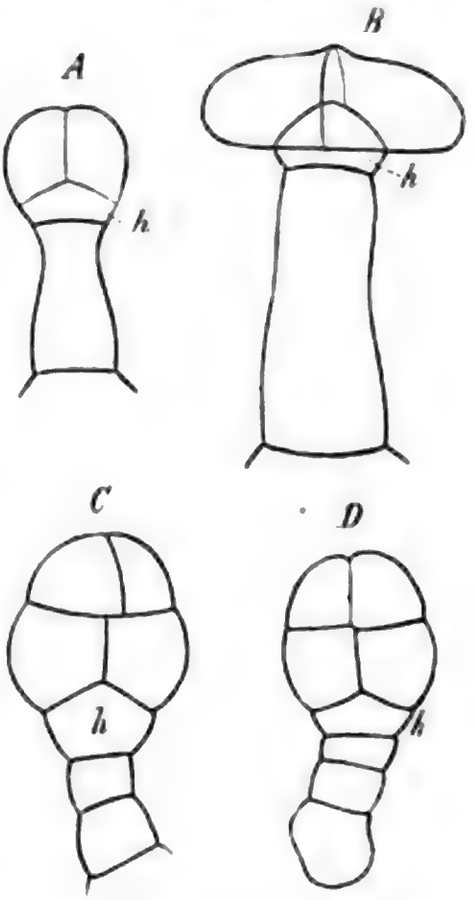
A B verschieden alte Embryonen von Orobanche nach Koch. *C D* verschieden alte Antheridien von Nitella nach alten Skizzen von Sachs. *h* bedeutet überall die Hypophyse.

Wenn der Uebergang vom kopfförmigen Theil zum Stiel die geeignete Form besitzt und eine anticline Wand des ersteren sich so ansetzt, dass sie den Stielansatz überspannt, so entsteht das, was Hanstein bei den Embryonen der Phanerogamen die Hypophyse genannt hat, der im Holzschnitt 5 mit *h* bezeichnete Theil. Es ist kein Grund vorhanden, den Begriff »Hypophyse« auf die Embryonen der Phanerogamen zu beschränken, da sich ganz ähnliche Configurationen und aus ähnlichen Formverhältnissen des Umrisses entspringend auch bei Antheridien, Haaren und überhaupt bei gestielten Köpfchen vorfinden (Holz-

Digitized by Google

schnitt 5 und 6. — Denkt man sich an dem Schema Holzschnitt 3 das eine Ende der Ellipse mit einem Stiel versehen, so zwar, dass dieser gerade von einer der hyperbolischen Anticlinen überspannt wird, so erhalten wir das Schema für den von Koch so klar gezeichneten Orobanche-Embryo (5, *B*) mit seiner Hypophyse *h*. Die die Hypophyse überwölbende, in das Köpfchen hineinragende Anticline braucht nicht einmal ursprünglich diese Form zu haben, sie kann anfangs gerade oder schwach gekrümmt sein und, indem das Ganze in geeigneter Weise wächst, erst später die starke Wölbung annehmen; dass Letzteres unter Beibehaltung der rechtwinkeligen Schneidung möglich ist, leuchtet von selbst ein und wird durch Holzschnitt 8 (weiter unten) erläutert. Dass die Hypophyse bei sehr verschiedenen Formen des Umrisses zu Stande kommt, zeigen die hier beistehenden Holzschnitte; es kommt wesentlich nur darauf an, welche Krümmung die Uebergangsstelle von Stiel und Köpfchen besitzt und ob gerade an dieser Stelle eine anticline Wand sich befindet. Es bedarf übrigens kaum der Erwähnung, dass in der Hypophyse weitere Periclinen und Anticlinen auftreten können oder dass sie einzellig bleiben kann, ebenso, dass durch weiteres Wachsthum und damit verbundene Formänderungen die Hypophyse Verzerrungen erleiden oder im Gewebecomplex ganz verwischt werden kann.

Fig. 6.



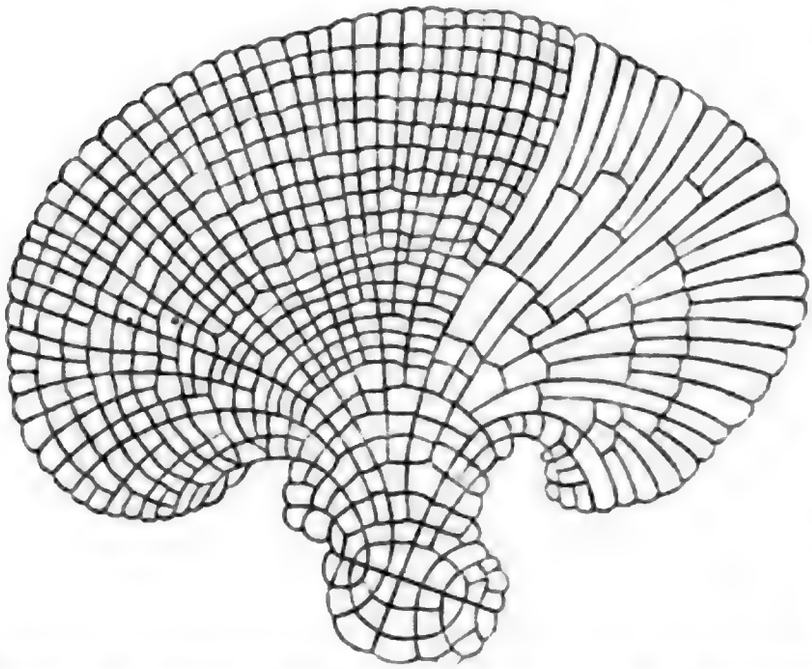
A B verschieden alte Haare des Blattes von Pinguicula vulgaris nach der Natur. *C* Haar von Cucurbita Pepo nach der Natur. *D* Embryo von Nicotiana nach Hanstein. — *h* überall die Hypophyse.

Ich komme schliesslich noch einmal auf unser Schema Holzschnitt 3 zurück, um noch einige Bemerkungen daran zu knüpfen, die vielleicht dazu beitragen, etwaige Missverständnisse zu zerstreuen. — Nicht blos bei Meristemscheiben, sondern überall, wo es sich darum handelt, durch ein System concentrischer Schichten (Periclinen) ein System orthogonaler Trajectorien (Anticlinen) zu legen, müssen, wenn der Umfang ein elliptischer oder auch nur ovaler ist, Figuren entstehen, welche unserm Ellipsenschema entsprechen. So geschieht es zuweilen, dass das Mark und Holz dicotyler Holzpflanzen im Querschnitt confocale Ellipsen darstellen. Die Markstrahlen, da sie normal die orthogonalen Trajectorien der Jahrringe sind, zeigen in diesem Fall die Krümmung und Anordnung wie in Holzschnitt 3. — Holzquerschnitte von kreisförmigem Umriss und genau centralem Mark

Digitized by Google

zeigen die Markstrahlen in Form geradliniger Radien, wenn die Jahrringe concentrische Kreise sind; dagegen werden sie krummlinig, wenn die einzelnen Jahrringe in sich ungleichförmig dick sind; ist das Mark excentrisch und der Umriss des Holzquerschnitts von beliebiger Form, so bilden die Markstrahlen krumme Linien, deren Verlauf aus der rechtwinkeligen Schneidung mit den Jahrringen beurtheilt und künstlich construirt werden kann. Ganz wie die Markstrahlen verhalten sich die Risse, welche bei dem Austrocknen mehrjähriger Holzstücke entstehen, da die Risse immer rechtwinkelig zu den Tangenten derjenigen Punkte gerichtet sind, wo sie die Holzschichten durchbrechen. — Wird ein fortwachsender Holzkörper an einer Seite durch Abreissen eines Rindestreifens verletzt, an dieser Stelle der weitere Holzzuwachs verhindert, so überwallen die Seitenränder der Wunde, die Jahresringe machen hier eigenthümliche schneckenlinige Krümmungen und die Markstrahlen werden dem entsprechend, weil sie die orthogonalen Trajectorien jener sind, ebenfalls gekrümmt.

Fig. 7.



Thallus von Melobesia Lejolisii nach Rosanoff; an der ursprünglich elliptischen Keimscheibe ist nur ein Theil des Umfangs weiter gewachsen und dann seitwärts überwallt. — In dem Lappen rechts sind zahlreiche Periclinen weggelassen; das Bild des Zellnetzes wird dadurch auffallend anders, obgleich im Wachsthumsgesetz dadurch nichts geändert ist.

Unser Holzschnitt 7 würde das Bild der von Markstrahlen durchsetzten Jahrringe eines solchen Holzes darstellen, wenn man die Periclinen für die Grenzen der Jahrringe, die Anticlinen für die der orthogonal trajectorischen Markstrahlenzellen gelten lässt. Unser Holzschnitt 7 ist aber thatsächlich das Bild einer Thallusscheibe von Melobesia, die einzelnen Linien bedeuten nicht Jahrringe und Markstrahlen, sondern Zellwände.

Diese Beispiele zeigen zur Genüge, dass ganz unabhängig von der Natur des Objectes jedesmal ähnliche Bilder entstehen müssen, wenn ähnliche Systeme pericliner Schichten von orthogonalen Trajectorien durchsetzt werden.

Digitized by Google

§ 4. Beziehungen zwischen Zellwandnetzen und Wachsthum im Urmeristem.

Die von den Beobachtern der Vegetationspunkte, Embryo-Entwickelungen u. s. w. ganz gewöhnlich gebrauchten Ausdrucksweisen, wie z. B.: dieser oder jener Vegetationspunkt wachse vermittelst einer Scheitelzelle oder nicht, das Wachsthum werde durch Segmentirung dieser oder jener Art vermittelt u. s. w. beruhen ganz offenbar auf der stillschweigend gemachten Voraussetzung, dass das Wachsthum überhaupt eine Wirkung der Zelltheilungen sei und dass sich die Frage, ob und wie ein Meristemkörper wächst, aus der Anordnung der Zellwände unmittelbar beantworten lasse.

Nun ist aber leicht ersichtlich, dass die Frage, ob ein Organ überhaupt wachse, mit dem Vorhandensein von Theilungswänden nicht nothwendig zusammenhängt; bei den Siphoneen sehen wir Wachsthum und morphologische Gliederung ohne Fächerung des Innenraumes durch Theilungswände fortschreiten, und auch wenn wir diese Pflanzen nicht könnten, würde die rein theoretische Betrachtung zeigen, dass Volumenzunahme und Sprossung nicht auf der Zelltheilung beruhen, sondern dass diese durch jene bedingt wird. Ausserdem ist auch das Vorhandensein eines Zellhautnetzes innerhalb des äusseren Umrisses eines Organs kein Beweis dafür, dass dieses sich zur Zeit der Beobachtung im Zustande des Wachsthums befinde; wir kennen ja Fälle genug, wo Vegetationspunkte und embryonale Gebilde sich Monate lang in vollständiger Ruhe befinden und doch aus Urmeristem bestehen (Winterknospen, Embryonen von Moosen, Orobanchen u. dgl.).

Wir sehen also, dass Wachsthum ohne Meristembildung stattfindet und dass das Urmeristem seinerseits nicht zu wachsen braucht, ohne deshalb seine sonstigen Charaktere einzubüssen. Ja es kann der Fall eintreten, dass der aus Urmeristem bestehende Vegetationspunkt eines Stammes oder einer Wurzel u. dgl. sich in vollkommen unveränderlicher Ruhe befindet, während die weiter rückwärts liegenden Gewebetheile im lebhaftesten Wachsthum begriffen sind. Die unterirdisch überwinternden Equisetumknospen haben sämmtliche Internodien und Blattquirle angelegt; wenn sie im zeitigen Frühjahr von 1—2 Ctm. Länge sich auf 50—100 Ctm. strecken, so ist dabei das Urmeristem des Vegetationspunkts nachweislich nicht betheiligt, wie aus dem Fortbestehen der Gipfelknospe ohne Wachsthum derselben sofort erhellt. Aehnlich ist es bei dem Austreiben aller Winterknospen, welche Sprosse mit einer bestimmten Zahl von Blättern produciren (Aesculus u. a.). Wenn eine Wurzel neu angelegt wird im Gewebe eines Mutterorgans, so wächst natürlich auch der Vegetationspunkt derselben, oder besser, er bildet sich erst; es ist auch wahrscheinlich, dass am Scheitel der jungen Wurzel während einiger Zeit

Digitized by Google

Volumenzunahme mit entsprechenden Theilungen fortschreitet, ja es ist möglich, dass dies während des folgenden Längenwachsthums andauert; allein das Letztere ist für keinen einzigen Fall bewiesen, während es recht wohl denkbar ist, dass das Wachsthum und die Zelltheilung am Scheitel frühzeitig aufhören, ohne dass dadurch die Verlängerung der Wurzel sistirt würde. Wenn man in der etwa 0,1 — 0,3 mm langen Scheitelregion einer jungen vielleicht 5 mm langen Wurzel eine bestimmte Zellenordnung findet und diese in einer 20 cm langen Wurzel genau wiederfindet, so beweist das gar nicht, dass während dieser bedeutenden Verlängerung der Wurzel der Vegetationspunkt beständig mitgewachsen sei und beständig nach derselben Regel neue Zellwände gebildet habe, sondern es kann die identische Configuration des Vegetationspunktes einer jungen kurzen und einer alten langen Wurzel einfach darauf beruhen, dass der Vegetationspunkt selbst überhaupt nicht gewachsen und seine Configuration überhaupt unbeweglich geblieben ist. Dass das schnellste Wachsthum der Wurzeln 2—5 mm hinter der Spitze liegt und nach dieser hin rasch abnimmt, habe ich früher festgestellt und die Messungen beweisen jedenfalls für unsere heutige Frage so viel, dass die Verlängerung des Vegetationspunktes selbst zum Längenwachsthum des Ganzen nur ausserordentlich wenig beiträgt. Ich behaupte natürlich nicht, dass die Vegetationspunkte sich streckender Organe nicht wachsen und keine Zelltheilungen mehr erfahren, sondern nur, dass dies in gewissen Fällen unwahrscheinlich und nicht bewiesen ist, und dass man aus dem Bild des Urmeristems im Vegetationspunkt allein nicht schliessen kann, ob derselbe im Wachsthum begriffen ist. Die Frage, ob Wachsthum stattfindet, kann am Vegetationspunkt ebenso wie an andern Theilen nur durch vergleichende Messung früherer und späterer Zustände entschieden werden, sei es dass die Messung nur mit dem Augenmass oder mit dem Massstab vorgenommen oder auf Betrachtungen anderer Art gegründet wird. Wie Letzteres geschehen kann, zeigen uns z. B. die überwinternden Equisetumknospen. Bildet eine solche im Herbst z. B. 50 Blattquirle, so ist es gewiss, dass zu diesem Zweck aus der Scheitelzelle $3 \cdot 50 = 150$ Segmente entstehen müssen. Hat man im Herbst eine Knospe vor sich, die erst 20 Blattquirle besitzt, so haben sich aus der Scheitelzelle erst 60 Segmente gebildet und man hat die grosse Wahrscheinlichkeit, dass noch 90 Segmente gebildet werden können; man hat also hier einen Vegetationspunkt und speciell eine Scheitelzelle in voller Thätigkeit vor sich. Das fortdauernde Wachsthum der Scheitelzelle während dieses Zeitraums schliessen wir aus dem Umstand, dass sie immer wieder in gleicher Grösse vorhanden ist, obgleich sie nach und nach 100—150 Segmente bildet. Das stattfindende Wachsthum der Scheitelregion schliessen wir also in diesem Falle nicht allein aus der Configuration des Vegetationspunkts, sondern aus Mitberücksichtigung der vorausgehenden und später

Digitized by Google

zu erwartenden Wachsthumsvorgänge. Sind die letzten drei Segmente gebildet, so können diese einen Blattquirl bilden, aber es ist nicht bewiesen, dass sie es immer thun, und wenn sie es einmal nicht thäten, so würde man am Scheitel eine Scheitelzelle und einige Segmente in typischer Lagerung vorfinden, obgleich das Wachsthum bereits aufgehört hat.

Ich glaubte diese so nahe liegende Betrachtung hier nicht unterdrücken zu sollen, weil ich es nicht für unwahrscheinlich halte, dass manche der von den Autoren abgebildeten Vegetationspunkte (zumal mancher Wurzeln) überhaupt nicht mehr im Wachsthum mit Zelltheilung im Scheitel begriffen waren; dass vielleicht manche Längsschnitte Zellnetze zeigen, die sich überhaupt nicht mehr verändern oder regeneriren. Es ist denkbar, dass die Zellwände im Scheitelraum einer 50—60 mm langen Wurzel noch ganz dieselben sind, welche man in den 5—6 mm langen würde angetroffen haben, dass mit einem Wort der so charakteristisch gefächerte Scheitelraum des Vegetationspunktes vielleicht schon an ganz jungen Wurzeln seine Zellbildung einstellt, während eine dauernde und sehr beträchtliche Verlängerung der Wurzel durch sogenanntes intercalares Wachsthum, vermittelt durch Zelltheilungen unterhalb der Scheitelregion, stattfindet. Ich behaupte nicht, dass dies so ist, sondern nur, dass es so sein kann, und dass man aus der Configuration der Scheitelregion allein darüber nicht entscheiden kann.

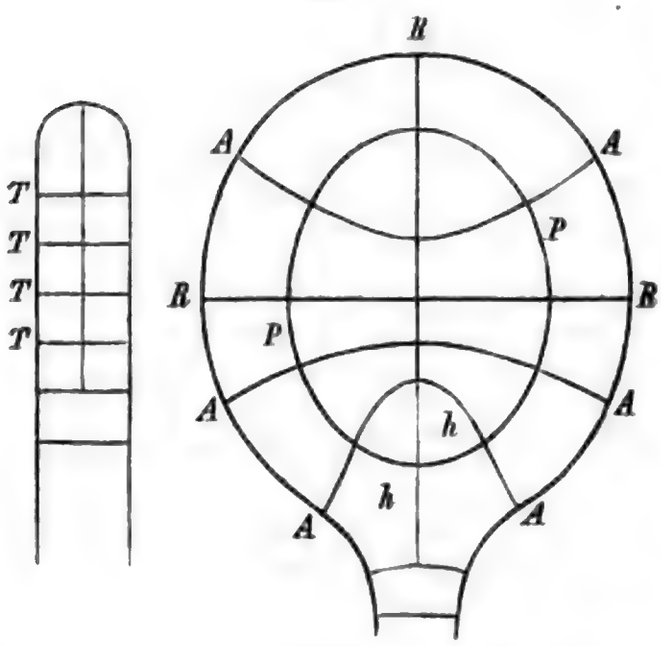
Die hier angeregten Zweifel sind nur dann möglich, wenn es sich um einen Vegetationspunkt handelt, der, während das Organ in die Länge wächst, seinen Umriss nicht verändert und immer dieselbe innere Structur zeigt. Ganz anders ist die Sache, wenn ein aus Urmeristem bestehendes Gebilde seinen äusseren Umriss nach Gestalt und Grösse durch Wachsthum verändert; in diesem Falle wird man durch Beobachtung verschiedener Alterszustände immer sofort einen Einblick in die stattfindenden Wachsthumsprocesse gewinnen können, da diese sich aus dem veränderten Bild des Zellhautnetzes ergeben.

Es wurde in der Einleitung hervorgehoben, es sei eine Eigenthümlichkeit des Urmeristems, dass es als Ganzes wachse, dass die Selbständigkeit der einzelnen Zellen dem Gesammtwachsthum des ganzen Complexes völlig untergeordnet ist; aus dieser Eigenthümlichkeit erklärt sich, dass die ursprünglich nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung entstandenen Zellwände ihre rechtwinkelige Schneidung sehr oft auch dann beibehalten, wenn der ganze Zellcomplex seine äussere Form ändert. Geschieht dies, so müssen die vor dem Wachsthum entstandenen Zellwände nicht nur ihre Dimensionen, sondern auch ihre Krümmungen nach Massgabe der Formänderung des Gesammtumrisses ändern. Es leuchtet ein, dass man, gestützt auf dieses Princip, im Voraus bestimmen kann, wie in der Hauptsache das Zellwandnetz gestaltet sein wird, wenn man den Gesammtumriss eines späteren Entwickelungszustandes und eines

Digitized by Google

früheren kennt. Wäre z. B. die linke Figur in unserem Holzschnitt 8 der frühere Entwickelungszustand eines Gebildes, welches im Längsschnitt parallele, oben gewölbte, übrigens gerade Umrisslinien und ausserdem einige gerade Quer- und Längswände erkennen lässt, und wäre ferner die rechts stehende Figur ein gleichartig orientirter Schnitt eines späteren Entwickelungszustandes desselben Gebildes, so würde man nach dem im § 3 Gesagten die Theilungswände ihrer Form, Grösse und Vertheilung nach in den Umriss so eintragen müssen, wie es hier geschehen ist. Es wurde nämlich angenommen, dass sich der Theil der linken Figur, welcher oberhalb der zweitunteren Querwand liegt, zu einer Ellipse umgestaltet, und zwar durch symmetrisch um die Längsaxe geordnetes Wachsthum. In diesem Falle bleibt die Flucht der ursprünglichen Längswände gerade wie vorher; es wurde ferner angenommen, dass die fünfte Querwand von unten in die Richtung der kleinen Axe der Ellipse zu liegen kommt; daher bleibt diese Wand ebenfalls gerade und erscheint in der elliptischen Figur als Horizontalwand *RR*. Dann aber müssen die von oben erste, dritte und vierte Querwand nunmehr als hyperbolische Anticlinen *AAA* eingetragen werden, von denen die unterste einen der früher erwähnten Hypophyse *hh* entsprechenden Raum überwölbt. Da bei der elliptischen Verbreiterung der linken Figur die mittleren Zellen ein beträchtliches Querwachsthum erfahren, wurde den natürlichen Vorkommnissen entsprechend angenommen, dass dadurch eine entsprechende Theilung hervorgerufen worden sei; diese verläuft nun in der mit dem Umfang confocalen Ellipse *PP*. — Hätte nun die linke Figur, bevor sie durch Wachsthum die Form der rechten annahm, gar keine Theilungswände besessen, würden solche erst nach dem Wachsthume sich eingestellt haben, so würden sie, nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung doch dieselben Dimensionen und Krümmungen annehmen müssen, wie im vorigen Fall. — In der Natur gestalten sich die Verhältnisse allerdings gewöhnlich complicirter, als in unserem Schema, zumal dadurch, dass die Theilungen nicht vor oder nach dem Wachsthum, sondern während desselben eintreten. Indessen lassen sich Beispiele anführen, welche unserem Schema hinlänglich entsprechen, so z. B. die Entwicklung der Brutknospen von Lunularia (Zeitschrift von Nägeli und Schleiden 1845, Taf. III, nach

Fig. 8.

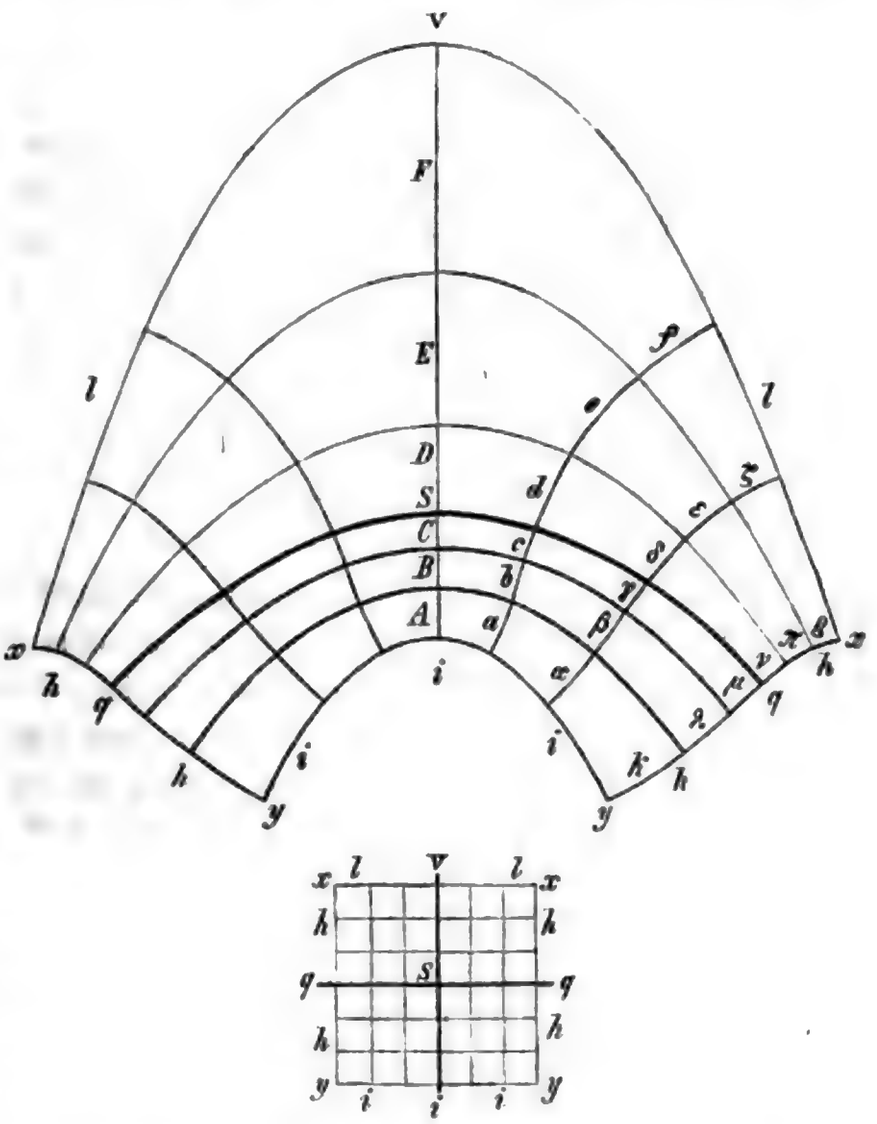


Digitized by Google

Nägeli) und Marchantia; etwas weiter abliegende Analogien bieten die in unseren Holzschnitten 4 und 5 abgebildeten Objecte.

Die Vergleichung der Constructionslinien der beiden Entwickelungszustände in Holzschnitt 8 würde dazu benutzt werden können, die Vertheilung des Wachsthums in dem Zellcomplex zu beurtheilen; wir würden von jeder Zellwand angeben können, um wie viel sie gewachsen ist, wie ihr Wachsthum zu dem der anderen Wände sich verhalten hat. Von allgemeinerem Interesse wäre in dieser Beziehung der Fall, dass aus einem bekannten Entwickelungszustande einer in sich gleichartigen Zellengruppe sich ein Gebilde entwickelt, welches zum Theil confocale, zum Theil nicht confocale Structur zeigt, wie es in Holzschnitt 9 angenommen wurde. Die untere Figur, ein aus 36 kleinen, unter sich gleichen Quadraten bestehendes Quadrat, solle den Durchschnitt einer Zellgruppe darstellen, welche in Folge späteren Wachsthums die Form der oberen Figur annimmt. Es wurde bei der Construction vorausgesetzt, dass die verticale Linie *i v* die Wachsthumsaxe bilden soll, dass ebenso die horizontale Linie *q q* die Grenze zweier Gewebemassen darstelle, von denen die untere confocale, die obere coaxiale Periclinen, beide mit entsprechenden Anticlinen zeigen soll, wie es in der oberen Figur angegeben ist. Der Durchschnittspunkt *S* wird somit zum Scheitelpunkt des confocalen Theils. Die obere Figur hat eine gewisse Aehnlichkeit mit einer gewöhnlichen Wurzelspitze; ihr confocaler Theil würde der Scheitelregion des Wurzelkörpers, ihr nicht confocaler oberer Theil der Haube entsprechen. Indessen würde die Entstehung einer jüngsten Wurzelanlage aus einem etwa der unteren Figur entsprechenden Zellcomplex doch viel complicirter ausfallen.

Fig. 9.



Unser Schema ist also ein ganz willkürliches. Es zeigt aber, dass unter den vorausgesetzten Modalitäten des Wachsthums mit Conservirung der rechtwinkeligen Schneidung aller Zellwände eine gewisse Einsicht in die Vertheilung des Wachsthums im Zellcomplex gewonnen werden kann. Weil nämlich der untere Theil der oberen Figur $q\ S\ q\ y\ i\ y$ confocal gebaut ist, so muss das Wachsthum der anticlinen Wände um so stärker gewesen sein, je mehr sie durch das Gesammtwachsthum gegen die Axe $i\ v$ geneigt und vom Focus weggeschoben wurden, d. h. es muss

$$a < \alpha < \varkappa$$
$$b < \beta < \lambda$$
$$c < \gamma < \mu$$

sein. Dagegen folgt aus der Annahme, dass der obere Theil der oberen Figur, nämlich $q\ S\ q\ x\ v\ x$ so gewachsen ist, dass seine Periclinen Parabeln darstellen, welche nur die Axe gemeinsam haben, deren resp. Brennpunkte aber auf der Axe sprungweise hinaufgerückt sind, dass hier die rechtwinkelig schneidenden anticlinen Wände um so weniger gewachsen sind, je mehr sie sich von der Wachsthumsaxe $i\ v$ und dem Scheitel S entfernt haben; denn es ist nothwendig

$$d > \delta > \nu$$
$$e > \varepsilon > \pi$$
$$f > \zeta > \varrho.$$

Wollten wir nun annehmen, die quadratische Zellgruppe, welche das erste Entwickelungsstadium unseres Schemas darstellt, habe anfangs nur aus vier Zellen (begrenzt durch die dicken Striche $v\ S\ i$, $q\ S\ q$) bestanden, die Gruppe habe aber durch Wachsthum den Umriss der oberen Figur angenommen, unter denselben Forderungen wie vorhin, so hätten die übrigen Wände während oder nach dem Wachsthum entstehen können, und zwar, wenn das Princip der rechtwinkeligen Schneidung gilt, ganz mit denselben Krümmungen wie die obere Figur sie zeigt.

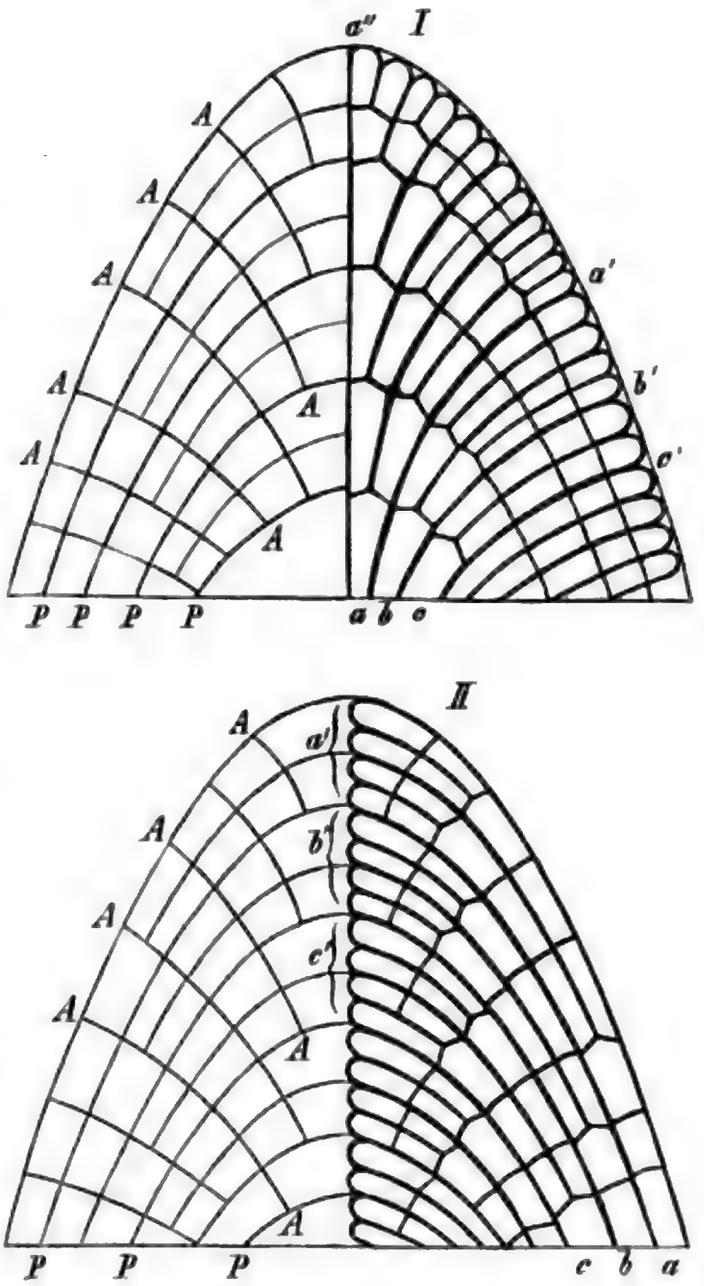
Denkt man sich den medianen Längsschnitt eines Vegetationspunktes etwa von parabolischem Umriss und es werde die Forderung gestellt, man solle in diesen Umriss ein Zellnetz nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung eintragen, so kann dies in verschiedener Weise geschehen; jedenfalls so, dass die Periclinen und Anticlinen confocale Parabeln sind, aber auch so, dass die Periclinen Parabeln darstellen, welche mit dem Umriss nur die Axe gemein haben und dem entsprechende Anticlinen besitzen, wie etwa in unserer Figur 11, Taf. IV, wo der Wurzelkörper nach der erstgenannten, die Haube nach der zweiten Art gebaut ist. Mit anderen Worten, Vegetationspunkte von ganz identischem Umrisse können confocal gebaut sein, oder coaxiale Periclinen mit entsprechenden Anticlinen besitzen. Da das Eine oder das Andere aber von der inneren Vertheilung des Wachsthums abhängt, so folgt,

Digitized by Google

dass bei identischem Umrisse doch die Vertheilung des Wachsthums im Innern verschieden sein kann.

Im Gegensatz dazu ist aber auch der Fall denkbar, dass bei ganz gleichartiger Vertheilung des Wachsthums im Innern zweier Vegetationspunkte von identischer Form, doch für das Auge auffallend verschiedene Bilder des Zellhautnetzes entstehen, wie die Vergleichung von Fig. I und II in Holzschnitt 10 sofort zeigt. Die Umrisse beider Figuren sind identisch, Parabeln von demselben Parameter; die innere Construction, wie die linken Hälften zeigen, so gewählt, dass die Periclinen Parabeln von demselben Parameter darstellen, die aber auf der Axe hingeschoben sind; dem entsprechend sind die orthogonal trajectorischen Anticlinen gegen die Axe und den Scheitel convex aufwärts gekrümmt. Die rechten Hälften beider Figuren geben nur deshalb verschiedene Bilder, weil bei I die anticlinen, bei II die periclinen Zellwände continuirlich und ungebrochen verlaufen, und so der Eindruck entsteht, als ob bei I gegliederte Fäden von der Axe aus nach aussen, bei II aber gegliederte Fäden von der Peripherie nach der Axe hin verliefen. Es ist für das Zustandekommen derartiger Bilder nicht nöthig, dass wirklich gekrümmte Fäden vorhanden sind, der entsprechende Eindruck kann auch durch gewöhnliches Gewebe hervorgerufen werden. So entspricht z. B. dem Schema I der Radialschnitt durch die Thallusscheibe von Lithophyllum (Rosanoff, Melobesiaceen Taf. V), welches aus gewöhnlichem Gewebe besteht, und andererseits der Längsschnitt durch Thalluszweige von Cladonia und Stereocaulon (nach Schwendener, Nägeli's Beiträge z. wiss. Bot. II, Taf. VII), welche aus gegliederten Fäden bestehen.

Fig. 10.



Digitized by Google

§ 5. Verschiedene Structur der Vegetationspunkte.

Ich habe nicht vor, dieses Thema hier irgend wie erschöpfend zu behandeln, schon desshalb nicht, weil das vorliegende Beobachtungsmaterial dazu nicht ausreicht. Nur auf einige wichtigere Punkte wünsche ich aufmerksam zu machen, indem ich zugleich noch die Betrachtung der Scheitelzelle auf den folgenden Paragraphen verschiebe.

Dass der Vegetationspunkt einen mehr oder minder weit vorspringenden Kegel bilden, flach oder selbst eingesenkt sein kann (Taf. III, IV, Fig. 1, 4, 5, 7), ist bekannt; ebenso, dass ein anfänglich vorspringender Vegetationspunkt bei weiterem Wachsthum flach werden oder sich einsenken kann. Bei den vorspringenden, kegelförmigen ist der Verlauf der Constructionslinien (Anticlinen und Periclinen) meist deutlich zu erkennen; nicht so bei den flachen und eingesenkten. Ich zweifle aber nicht, dass bei fortgesetzter Beobachtung in dieser Richtung mehr und Besseres zu sehen sein wird, als man bisher gesehen hat; von besonderem Interesse aber wäre zu wissen, wie der Verlauf der Constructionslinien sich ändert, wenn ein Vegetationspunkt die genannten Veränderungen erfährt, wie es z. B. bei Farnprothallien und bei phanerogamen Stammscheiteln geschieht, welche zur Bildung flacher Blüthenböden oder gar unterständiger Fruchtknoten sich anschicken. Rein theoretische Constructionen lassen sich zwar in mannigfaltiger Form ausführen, sie würden aber über die in der Natur wirklich vorkommenden Fälle keine genügende Auskunft geben.

Während die Mehrzahl der Vegetationspunkte confocale Periclinen und Anticlinen erkennen lässt, finden sich, wie bereits erwähnt, auch solche mit nur coaxialen Periclinen und entsprechenden Anticlinen. Es wurde bereits angeführt, dass viele Wurzelhauben diese Structur zeigen (wohl alle, die sich aus Kappen einer Scheitelzelle bilden), dass ferner Strassburger's Figuren auf derartigen Curvenverlauf in den jüngsten Blüthenanlagen bei Ephedra hinweisen, dass Radialschnitte bei Melobesiaceen nach Rosanoff und Längsschnitte bei manchen Flechtenzweigen (hier bei fädiger Structur) nach Schwendener sich ähnlich verhalten.

Wenn sich aus einem confocal gebauten Vegetationspunkt ein neuer, seitlicher Vegetationspunkt als anfangs schwach prominirende Protuberanz hervordrängt, so wölbt sich am stärksten die Aussenwand, nach innen abnehmend aber auch die periclinen Wände des primären Vegetationskegels hervor; dem entsprechend erfahren nun auch die anticlinen Wandstücke an dieser Stelle eine Veränderung ihres Verlaufs, um die rechtwinkelige Schneidung beizubehalten; sie biegen sich so auswärts, dass sie innerhalb der neuen Protuberanz nach dem Scheitel derselben hin convex werden; der noch schwach ausgewölbte, sich neu constituirende secundäre Vegetationspunkt zeigt daher einen nicht confocalen Bau, der

Digitized by Google

aber später, mit fortschreitendem Wachsthum wieder in den normalen confocalen übergehen kann. So ist es z. B. bei der ersten Anlage neuer Blätter von Phanerogamen nach Abbildungen Anderer[1]) und gelegentlichen eigenen Beobachtungen, aber viel auffallender bei der Anlage seitlicher Lappen von Farnblättern, wofür unser Holzschnitt 12 (weiter unten) als Beispiel dienen mag; nicht minder lehrreich sind in dieser Beziehung Hanstein's[2]) Abbildungen von jungen sich verzweigenden Blattspreiten bei Marsilia, Sadebeck's[3]) von anderen Farnblättern, sowie Strassburger's von Azolla[4]). Besitzt in diesen Fällen der primäre Vegetationspunkt des Blattes eine Scheitelzelle, so fehlt eine solche dem aus ihm hervorwachsenden Seitenlappen von vornherein, weil seine Bildung durch Vorwölbung einer Zellgruppe, nicht einer einzelnen Zelle eingeleitet wird. — Auch bei sehr jungen Wurzelanlagen bedingt es die Art ihrer Entstehung aus dem Pericambium, dass sie nicht sogleich die spätere confocale Anordnung ihrer Wandzüge zeigen können, dass sich dieselbe vielmehr aus ihrer ursprünglich nicht confocalen Anordnung entwickelt, die aber in der Wurzelhaube meist erhalten bleibt[5]).

Bei kegelförmigen oder doch ausgewölbten Vegetationspunkten mit deutlich erkennbaren confocalen Periclinen und Anticlinen erkennt man in der den Focus derselben umgebenden Gegend des Urmeristems eine ungeordnet erscheinende Gruppe von Zellen, welche ich als die Focalgruppe bezeichnen will. Erst in einiger Entfernung vom Focus, also in der Umgebung der Focalgruppe, tritt der gesetzmässige Verlauf der Periclinen und Anticlinen deutlich hervor. Man vergleiche in dieser Beziehung Hanstein: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phan. Taf. I, Fig. 1 und 2; ferner Warming l. c. Taf. I, Fig. 3, 5, 20; Strassburger, Coniferen und Gnetaceen, Taf. XXIII, Fig. 13. Dass eine derartige Focalgruppe sich bemerklich macht, beruht nun einfach darauf, dass in der nächsten Umgebung des Focus die stärksten Krümmungen der Anti- und Periclinen liegen, deren glatter Verlauf hier sofort erheblich gestört erscheint, wenn auch nur ganz geringe Brechungen oder Unregelmässigkeiten der Zellwände vorhanden sind; diese Störung aber bewirkt den Anschein einer unregelmässigen Anordnung der Zellen, wie man sich leicht überzeugt, wenn man unsere Figuren 1, 7, 8, 11, Taf. III und IV betrachtet und die den Focus umlaufenden Curventheile in gebrochene Linien umsetzt. Unregelmässigkeiten von viel beträchtlicherem Werth brauchen dagegen die Constructionslinien entfernter vom Focus

1) Warming: Rech. sur la ramific. des Phanerog. Taf. I, Fig. 5 *b* und *f*.

2) Hanstein: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Taf. XIV, Fig. 10 *b* und 11.

3) Sadebeck: Verhandl. des bot. Vereins f. Brandenburg 1873, Taf. III, Fig. 3, 5, 6.

4) Strassburger: Azolla Taf. II, Fig. 30, 32.

5) Vergl. Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln Taf. XX, Fig. 9, 10. — Janczewski: Ann. des sc. nat. T. 20. Taf. 17, Fig. 1, 2, 8. Taf. 18.

Digitized by Google

nicht zu verwischen. — Selbstverständlich kann eine Focalgruppe überhaupt nur da vorkommen, wo der Focus selbst in das Gewebe fällt; wie Fig. 5 (Taf. III) zeigt, kann er bei tief eingesenkten Vegetationspunkten auch ausserhalb des Gewebes fallen, womit die Focalgruppe wegfällt. Wo eine Scheitelzelle in bisher üblichem Sinne des Wortes vorkommt, nimmt diese gewissermassen den Raum der Focalgruppe ein; indem die Scheitelzelle meiner Auffassung nach eine Lücke im Constructionssystem der Zellwände ist, stellt sie denjenigen Raum im Vegetationspunkt dar, den die vervollständigten Constructionslinien mit den stärksten Krümmungen umlaufen würden; gerade diese Theile fehlen hier; man könnte also sagen, die Scheitelzelle entsteht durch Wegfall der Focalgruppe und (müsste hinzugesetzt werden) der sie überwölbenden Theile der Anti- und Periclinen.

Zu einigen weiteren Bemerkungen geben die sehr verschieden gebauten Vegetationspunkte der Wurzeln Anlass, wobei ich mich neben eigenen Beobachtungen auf die Abbildungen von Janczewski (Ann. des sc. nat. 5. série. T. XX. Taf. 13—20); Strassburger (Conif. und Gnet. Taf. XXIV, XXV); Erikson, Om meristemet i dicot. växters sötter. Lund 1877); De Bary (Vergl. Anatomie); Bruchmann (Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycop. und Isoetes. Jena 1874); Reinke, Morphol. Abhandl. 1873. Th. I, II und in Hanstein's bot. Abhandl. 1871. Th. I, II; Fleischer in Flora 1874. No. 24 ff.; Holle, Bot. Zeitg. 1876. No. 16, 17 und 1877. No. 34 stütze.

Ohne der von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehenden Eintheilung in Wurzeln mit Scheitelzelle und solche ohne diese, ferner der Eintheilung der letzteren in gymnosperme und angiosperme und dieser letzteren wieder (nach Janczewski) in vier Typen irgend wie nahe treten zu wollen, möchte ich zunächst eine Haupteintheilung in zwei Typen hervorheben, welche meiner Betrachtungsweise entspringt und sich auf den Verlauf der Peri- und Anticlinen gründet. Der eine Typus ist dadurch charakterisirt, dass Wurzelkörper und Wurzelhaube überhaupt scharf von einander abgegrenzt sind, während bei dem anderen Typus eine solche scharfe Grenze wenigstens am Scheitel fehlt.

Zu dem ersten Typus gehören die Wurzeln der Equiseten und Farne mit Scheitelzelle, deren Wurzelhaube aus Quersegmenten (Kappen) der letzteren entsteht, und ausserdem die der Lycopodien, Isoeten, meisten Monocotylen und vieler Dicotylen (z. B. Raphanus, Plantago, Coleus, Menyanthes, Epilobium, Stephanotis, Hoja, Villarsia, Convolvulus, Banksia, Helianthus). Die scharfe Abgrenzung von Wurzelkörper und -Haube geht hier überall Hand in Hand[1]) mit der Erscheinung, dass die Con-

[1]) Es ist für meinen Zweck einstweilen gleichgiltig, ob die Grenze an der Oberfläche des sogenannten Dermatogens liegt und daher ein besonderes »Calyptrogen« vor-

Digitized by Google

structionslinien des Wurzelkörpers confocal, die der Haube nicht confocal verlaufen, wie in Fig. 11 und 12, Taf. IV. Die Scheitelfläche bildet die Grenze zwischen beiden Constructionssystemen (vergl. auch Holzschn. 8).

Zu dem zweiten Typus gehören die Wurzeln der Gymnospermen und mancher Dicotylen, wie Robinia, Pisum, Vicia, Mimosa, Lupinus, Aralia, Lavatera, Acer, Ranunculus. Bei diesen ist eine scharfe Grenze zwischen Wurzelkörper und -Haube nicht zu erkennen; Hand in Hand damit geht die Wahrnehmung, dass die confocale Structur des Wurzelkörpers sich in die der Haube entweder direct fortsetzt oder doch ganz allmälig in eine nur coaxiale der Haube übergeht. Die Uebergangsform zwischen dem ersten und zweiten Typus bilden die Gymnospermen. Bei Thuja, Ceratozamia und Juniperus (den beststudirten Gymnospermen) ist der Uebergang vom confocalen Bau des Wurzelkörpers in den coaxialen der äussersten, ältesten Haubenkappen ein sehr regelmässiger und zugleich umfasst dieses Verhalten den ganzen Umfang des Vegetationskegels. Bei den oben genannten Papilionaceen dagegen verlaufen die Periclinen und Anticlinen bis in die Nähe des Scheitels so, als ob sie hier einen Focus umlaufen wollten[1]; dies geschieht jedoch nicht, die Periclinen biegen vielmehr so um, dass sie der Längsaxe mehr oder weniger parallel werden, woraus ohne weiteres folgt, dass die Anticlinen als Querlinien auftreten; es entsteht eine mehr oder minder geradreihige Anordnung der Zellen, welche den Eindruck einer Cambialzone (ähnlich dem Korkcambium) hervorruft. Weiter gegen die Spitze der Haube hin können die am Scheitel geradlinig axiparallelen Periclinen ein wenig divergiren.

Man könnte von den beiden hier aufgestellten Haupttypen nach dem Gesagten den erstern als den mit geschlossenem, den zweiten als den mit offenem Scheitel bezeichnen. Bei geschlossenem Scheitel bildet die junge Epidermis (Dermatogen) die Grenze zwischen Körper und Haube, sie läuft als geschlossene Schicht über den Scheitel; bei offenem Scheitel ist die junge Epidermis nur bis zu einiger Entfernung vom Scheitel vorhanden, sie überwölbt ihn nicht. Der Pleromstrang kann bei offenem Scheitel ebenfalls offen sein, wie bei Acer, Ranunculus, Vicia, oder er ist geschlossen, wie bei Lupinus, Mimosa, Aralia, Robinia (nach Eriksson's Figuren).

Die hier gegebene Eintheilung wird zeigen, dass es zweckmässig

---

handen ist (Monocotylen), oder ob die Haubenkappen durch Spaltungen des »Dermatogens« entstehen (Helianthus) oder ob andere Verhältnisse obwalten. Die Art, wie die sogenannten Histogene sich bei verschiedenem Curvenverlauf im Vegetationspunkt verhalten, ist aber sehr verschieden und richtet sich nach dem Verlauf der Constructionslinien.

1) Nach Holle geschieht dies bei ruhenden Embryonen wirklich; das hier angedeutete Verhalten kommt erst bei dem Auswachsen der Wurzel zu Stande.

Digitized by Google

wäre, späterhin bei der Beschreibung der Wurzelvegetationspunkte nicht blos die bisher allein beachtete Differenzirung der Histogene im Auge zu behalten. Diese letztere ist offenbar eine Thatsache von secundärer Bedeutung gegenüber dem Verlauf der Periclinen und Anticlinen, nach welchem sich ganz offenbar die Differenzirung der Histogene im Vegetationspunkt richtet. Der Verlauf der Constructionslinien in einem Vegetationspunkt ist der Ausdruck der inneren Wachsthumsvorgänge, der Vertheilung des Wachsthums innerhalb des in toto wachsenden Urmeristems. Die Erfahrung zeigt, dass die Differenzirung der Histogene von dem Verlauf der Constructionscurven abhängt, also eine Erscheinung von secundärer Bedeutung ist.

Noch eine weitere Bemerkung betreffs der Wurzelvegetationspunkte mag hier schliesslich Raum finden; sie betrifft nur den Wurzelkörper, nicht die Haube. Es scheint, dass das Ende des Pleromstranges der nicht mit Scheitelzelle wachsenden Wurzeln immer den Focus der Constructionslinien in sich aufnimmt, wenn diese nämlich den Focus wirklich umlaufen, was ja bei offenem Vegetationspunkt nicht der Fall zu sein braucht; mit anderen Worten, der Pleromstrang wird von einer der inneren Periclinen vollständig begrenzt. Sehr häufig macht nun diese Pericline (dem Pericambium entsprechend) den Eindruck einer Parabel von kleinem Parameter, und man dürfte demnach erwarten, dass auch der Umriss des Vegetationspunktes ein parabolischer (mit grösserem Parameter) sein werde. Vergleicht man nun aber das geometrisch construirte Bild eines parabolischen Vegetationspunktes (etwa unsere Fig. 1 oder 11 Taf. III, IV) mit den natürlichen Objecten, so findet man sehr häufig einen auffallenden Unterschied darin, dass bei diesen der im Plerom liegende Focus viel zu nahe an den Scheitel des Vegetationspunktes hingerückt ist, oder mit anderen Worten, die Periclinen der Rinde divergiren vom Scheitel aus viel stärker, als es bei parabolischer Structur möglich wäre, die Constructionslinien derselben sind eben keine Parabeln, sondern Curven von anderer analytischer Formel [1]), was dann natürlich auch von ihren Orthogonaltrajectorien, den Anticlinen, gilt. Hierher gehören z. B. die Mehrzahl der von Janczewski und Eriksson abgebildeten Wurzeln, z. B. Raphanus, Plantago, Coleus, Menyanthes u. a., aber auch, wie es scheint, manche mit Scheitelzellen versehene Wurzeln, wie von Pteris hastata, Polypodium dimorphum, Blechnum occidentale u. a. (Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln Taf. XV). In derartigen Fällen dürfte man nun eigentlich nicht mehr von confocalem Verlauf der Peri- und Anticlinen reden, da der Ausdruck confocal nur bei Kegelschnitten

1) Dies leuchtet sofort in solchen Fällen ein, wo der Scheitel eingesenkt ist, wie in unserer Fig. 8 Taf. IV, was bei dickeren Wurzeln so häufig vorkommt; vergl. Janczewski l. c. und mein Lehrbuch IV. Aufl. p. 166.

Digitized by Google

von den Mathematikern verwendet wird; doch wird es, wie ich glaube, dem hier sich geltend machenden Bedürfniss nach einer möglichst einfachen Nomenklatur entsprechen, wenn man den Ausdruck »confocale« Structur auch dann noch beibehält, wenn der Längsschnitt des Vegetationspunktes den eigentlich confocalen Bau nicht mehr zeigt, aber so beschaffen ist, dass seine Structur als eine einfache Verschiebung confocaler Curven durch Wachsthum betrachtet werden kann, wie es z. B. bei Fig. 8 Taf. IV der Fall ist. Dagegen gibt es auch seltenere Fälle, wo die Focalgruppe im Vegetationspunkt der Wurzel hinreichend tief unter dem Scheitel gelagert ist, um dem Bilde eines confocalen parabolischen Constructionssystems zu entsprechen; so z. B. bei Pistia (nach Janczewski und de Bary), bei Lycopodium (nach Strassburger), Isoëtes (nach Bruchmann). Dieser Fall ist, soweit die Beobachtungen vorliegen, bei den Vegetationspunkten der Stämme der gewöhnliche, die Focalgruppe liegt, wie es die parabolische Form der Peri- und Anticlinen verlangt, um so tiefer unter dem Scheitel, je flacher dieser ist. Doch kommt es auch vor, dass Stammvegetationspunkte sich wie die zuerstgenannten Wurzeln verhalten; ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art bildet Strassburger (Conif. und Gnet. Taf. XXV, 29) ab.

Den Gegensatz zu den Vegetationspunkten, deren Focus sehr nahe an den Scheitel gerückt ist, bei denen also die Periclinen vom Scheitel aus sehr rasch divergiren, finden wir bei solchen Wurzeln, deren Scheitel und Pleromstrang offen ist, weil die Periclinen am Ende der Wurzel parallel werden oder gar aufwärts zu divergiren beginnen (Papilionaceen).

Gerade diese Betrachtungen zeigen sehr deutlich, dass die Form der Constructionslinien der Vegetationspunkte und dementsprechend die innere Vertheilung des Wachsthums sehr verschieden sein kann, was ich hier deshalb nochmals hervorhebe, damit nicht der Irrthum entsteht, als ob ich die Constructionslinien immer für Kegelschnitte hielte; dass ich solche meinen Betrachtungen zu Grunde legte, geschah, um es zu wiederholen, nur deshalb, weil sie das bequemste Mittel zur geometrisch genauen Construction von Zellhautnetzen mit rechtwinkeliger Schneidung darbieten. Dass diese letztere auch in den Fällen stattfindet, wo die Anti- und Periclinen Curven von ganz unbekannter Natur sind, dürfen wir der Analogie wegen annehmen, und der Analogieschluss wird durch den Augenschein, soweit dieser überhaupt Aufschluss geben kann, unterstützt. Wäre die rechtwinkelige Schneidung der Zellwände nicht das Princip, so wäre nicht einzusehen, warum bei Wurzeln mit offenem Scheitel die Wände gerade so verlaufen, wie sie verlaufen, und nicht in jeder beliebigen Richtung.

Digitized by Google

§ 6. Scheitelzellen und Randzellen.

Wenn man in der § 2 beschriebenen Weise bekannte Zellhautnetze mit Hilfe von Parabelmodellen construirt, so bemerkt man, dass bei sonst ganz gleicher Construction Scheitelzellen erhalten werden oder nicht, je nachdem man die Constructionslinien in der nächsten Umgebung des Focus (an der Stelle, wo die Focalgruppe liegen sollte) unterbricht oder auszieht. So unterscheidet sich z. B. Fig. 2 und Fig. 6 von Fig. 1 und Fig. 5 (Taf. III) nur dadurch, dass bei diesen die Constructionslinien vollständig durch Zellwände vertreten sind, während sie bei jenen nur bis in die Nähe des Scheitels fortgeführt sind, ohne den Focus zu umlaufen.

Ich habe, auf diese einfache Betrachtung gestützt, schon in meiner vorläufigen Mittheilung die Ansicht ausgesprochen, die Scheitelzelle sei eine Lücke im Constructionssystem der Zellwände des Vegetationspunktes, eine Lücke, welche, indem sie sich durch das Wachsthum der sie umschliessenden Wände vergrössert, immer wieder auf ein gewisses Maass zurückgeführt wird dadurch, dass Schritt für Schritt neue Wände, als Bruchstücke der Constructionslinien eingeschaltet werden. Jede Theilungswand der Scheitelzelle erscheint als eine Fortführung des Constructionssystems; jedes so gebildete Segment aber ist selbst noch eine Lücke in diesem, welche jedoch durch weitere Theilungswände, dem Gesammtplan entsprechend, ausgefüllt wird.

Das einfach Natürliche dieser Ansicht tritt besonders deutlich hervor, wenn man die beiden so auffallend verschiedenen Vegetationspunkte von Fucus vesiculosus und Dictyota vergleicht, denen Fig. 6 und resp. 2 entsprechen. Bei Fucus ist die Scheitelzelle im Längsschnitt vierseitig, genau entsprechend dem Verlauf der Periclinen und Anticlinen; bei Dictyota zweiseitig, auch hier dem Verlauf der Constructionslinien folgend. Jene sondert daher Segmente nach rechts und links und an ihrer Basis ab, diese bildet nur eine Reihe von basiscopen Segmenten; und entsprechend dem Verlauf der Peri- und Anticlinen entstehen in den Segmenten selbst wieder neue Wände, deren zeitliche Reihenfolge und räumliche Orientirung ohne die hier vertretene Ansicht gar nicht erklärlich wäre, in ihrem Licht gesehen dagegen als eine consequente Fortführung des Constructionssystems durchaus planvoll erscheint.

Nicht so einfach gestalten sich die Verhältnisse in solchen Fällen, wo die Scheitelzelle die Form einer halben biconvexen Linse besitzt und zwei Reihen von Segmenten absondert (Fissidens, manche Farne, Selaginella), oder da, wo sie drei Segmentreihen bildet, nach hinten von drei wenig gekrümmten Flächen begrenzt wird (Stammspitzen der meisten Moose, Equiseten, mancher Farne). Für beide Fälle kann Fig. 3 Taf. III als ein medianer Längsschnitt gelten. Noch complicirter wird die Sache bei der Wurzelscheitelzelle mit dreireihiger Segmentirung und Kappenbildung für

Digitized by Google

die Wurzelhaube, wofür Fig. 12 Taf. IV als Schema dienen mag, wobei jedoch zu bemerken ist, dass hier sowohl, wie in Fig. 3 die Hauptwände der Segmente vom Lithographen geradlinig gezeichnet sind, während sie nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Form des Scheitels entsprechend ein wenig gekrümmt sein müssten. Indem ich hier die einschlägige Literatur und die zugehörigen Abbildungen als bekannt voraussetze [1]), will ich nur wenige erläuternde Bemerkungen beibringen.

Bei dem Schema Fig. 3, Taf. III fällt vor Allem auf, dass die Segmentwände, soweit sie noch die Scheitelzelle selbst begrenzen, vermöge ihrer Stellung und Krümmung nicht eigentlich in das confocale Constructionssystem des tieferen Theils des Vegetationspunktes zu passen scheinen; sie sind weder Fortsetzungen der sonstigen Anticlinen noch der Periclinen; es sind vielmehr Anticlinen eigener Art. Nun zeigt sich aber, dass diese Wände bei fortschreitendem Wachsthum sich so krümmen und umlegen, dass sie als Bruchstücke eines confocalen Systems von Anticlinen sich darstellen (die dick ausgezogenen mit *AA* bezeichneten Striche), welche zudem noch eher oder später zu vollständigen Anticlinen dadurch ergänzt werden, dass neue Wände (*aa*) ihnen gegenüber entstehen. Indem unterdessen auch noch confocale Periclinen auftreten (*PP*), gestaltet sich der Gewebecomplex so, als ob er ganz nach dem Schema Fig. 2 oder Fig. 1 gebaut wäre. Deutlicher als hier kann es sich kaum zeigen, dass, wenn das Constructionssystem überhaupt ein confocales, mit rechtwinkeliger Schneidung ist, es sich dem allgemeinen Schema fügen muss. Es leuchtet so z. B. ohne Weiteres ein, warum die anfangs steil aufgerichteten Hauptwände der Segmente mehr und mehr die Querlage annehmen; es sind eben orthogonale Anticlinen und die entsprechenden Wände in Fig. 1 und 2 (*Aa*) erfahren ja ganz dieselbe Veränderung. — Es bliebe nun also nur die Frage übrig, warum die dem Scheitel nächsten Anticlinen (Fig. 3) nicht gleich anfangs als confocale Anticlinen, ebenso wie in Fig. 2 entstehen, warum je zwei (resp. drei) Reihen von Segmenten entstehen, statt einer einzigen Reihe, wie in Fig. 2. Bei Fig. 6 liegt die Ursache für die dreifache Segmentirung im Constructionsplan; hier aber anscheinend nicht. Es wird jedenfalls Aufgabe weiterer Erwägungen sein, diese Frage zu lösen; als eine Lösung wird man es aber nicht betrachten dürfen, wenn man hier die Erblichkeit herbeizieht, denn bevor die fragliche Einrichtung erblich werden konnte, musste sie eben erst einmal entstehen, auch wird es sich hier weniger um neue Beobachtungen als um einen neuen guten Gedanken handeln.

Soviel aber leuchtet ein, dass auch die durch Schema Fig. 3 repräsentirten Scheitelzellen als Lücken im Constructionssystem gelten können,

---

1) Im Nothfall wird man das Nöthige in meinem Lehrbuch finden.

um so mehr, als ihre Wände durch nachträgliches Wachsthum diesem sich einfügen.

Vom Standpunkt mechanischer Zweckmässigkeit aus betrachtet, lässt sich die Bildung zwei- und dreireihig segmentirter Scheitelzellen immerhin begreifen. Die rechtwinkelige Schneidung der Wandrichtungen im Urmeristem, sei es mit confocaler oder nichtconfocaler Anordnung verbunden, entspricht jedenfalls den Anforderungen, welche die Mechanik zum Zweck der Festigkeit des Ganzen stellen müsste. Denkt man sich ein Gemäuer oder Balkengerüst nach dem Schema Fig. 3 aufgeführt, so wird es an der Scheitelwölbung wohl ebenso fest sein, als wenn es nach dem Schema Fig. 2 gebaut wäre.

Wenn die von Russow (vergl. Unters. 1872, Taf. VIII, Fig. 158) gegebene Abbildung eines Längsschnitts des Wurzelscheitels von Marattia richtig ist (und ich habe keine Ursache daran zu zweifeln), so haben wir hier den sehr lehrreichen Fall, dass statt einer Lücke im Constructionssysteme des Vegetationspunktes, d. h. statt einer Scheitelzelle, deren mehrere vorhanden sind. Sie kommen, wie die Abbildung deutlich zeigt, dadurch zu Stande, dass oberhalb der Focalgruppe des Scheitels nur mehrere anticline, aber keine periclinen Wände vorhanden sind, und in dieser Beziehung stimmen sie mit der gewöhnlichen Scheitelzelle überein, nur dass die Anordnung weniger regelmässig ist.

Man kann die Bildung einer Scheitelzelle so auffassen, als ob in der Scheitelregion des Vegetationspunktes das Wachsthum den Zelltheilungen vorauseilte (so langsam jenes auch ist) oder diese dem fortschreitenden Wachsthum nicht rasch genug folgten, so dass immer der oberste Theil des Vegetationspunktes noch ungefächert bleibt. Hört das Wachsthum im Scheitel ganz auf, so ist zweierlei möglich: nämlich die Zelltheilung kann auch aufhören, und dann hat man einen ruhenden Scheiteltheil mit ruhender Scheitelzelle; es kann aber die Zelltheilung auch fortschreiten, wenn die Scheitelregion bereits zu wachsen aufgehört hat, und dann bilden sich in der Scheitelzelle Wände, die Lücke wird ausgefüllt. Ein sehr schönes Beispiel für diesen Fall liefert Cladostephus, dessen Scheitelzellen sich nach Pringsheim [1]) bei eintretender Winterruhe mit kleinzelligem Fachwerk erfüllen. Aehnliches haben Kny und Bauke [2]) in Scheitelzellen älterer Farnprothallien abgebildet, bei denen, wie ich annehme, das Scheitelwachsthum sehr verlangsamt oder ganz sistirt war.

Der bisherigen Auffassung der Scheitelzelle gegenüber wird die Ansicht, dass sie eine blosse Lücke im Constructionssystem der Zellwände sei, voraussichtlich hier und da auf Bedenken stossen. Dies kann jedoch nur dann geschehen, wenn man meine hier vertretene Auffassung des

1) Pringsheim: »Sphacelarienreihe«. Berlin 1873. Taf. III.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII Taf. II, 8, und Bd. X Taf. VI, 20.

Digitized by Google

Vegetationspunktes überhaupt verwirft; nimmt man sie an, so versteht sich meine Ansicht von der Scheitelzelle von selbst. Aus der Literatur gewinnt man den Eindruck, als ob Manche die Scheitelzelle gewissermassen als die Seele des Wachsthums überhaupt betrachteten, als ob sie so zu sagen der Baumeister wäre, der im Vegetationspunkt Alles anordnet und beherrscht. Damit verträgt sich die Lückentheorie nun freilich nicht. Jene die Scheitelzelle personificirende Ansicht leidet aber, abgesehen von Sonstigem, an dem Uebelstand, dass die Personification auf einer Täuschung beruht: die Scheitelzelle bleibt nicht dieselbe, sie persistirt als solche nicht; nach jeder Theilung ist eben eine neue Scheitelzelle da, welche sich ebenso wie ihre Schwesterzelle, das Segment, dem Gesammtwachsthum des Vegetationspunktes fügen muss, wie schon daraus hervorgeht, dass auch die Form der Scheitelzelle mit der Gesammtform des Vegetationspunktes sich ändert; so ist sie nach Hofmeister an jungen Stammknospen von Fissidens dreiseitig pyramidal, an älteren bilateralen Stämmchen zweischneidig; an stumpfspitzigen jungen Blättern von Andreaea [1]) zweireihig segmentirt, an älteren mit schlanker Spitze aber durch »Querwände« getheilt.

Die ganz eigenthümliche Bedeutung, welche man bisher der Scheitelzelle beilegte, stützt sich auf zwei verschiedene Momente. Erstens entstehe aus ihr, durch Vermittlung der Segmente, das gesammte Gewebe der Pflanze und zweitens soll sie, einer weit verbreiteten Annahme zufolge, die am ausgiebigsten wachsende Zelle des Vegetationspunktes sein. Das Erste ist nur in gewissem Sinne, das Letztere nicht bewiesen und wahrscheinlich unrichtig.

Was die Entstehung des gesammten Gewebes aus der Scheitelzelle betrifft, so ist zu beachten, dass diese selbst einer immer wiederkehrenden Erneuerung unterliegt, dass die jeweilig vorhandene Scheitelzelle die Tochter der vorigen und die Schwester des letzten Segments ist. Beständig und herrschend ist nicht die Scheitelzelle, sondern das Gesetz, nach welchem das Wachsthum und die Zelltheilungen am Scheitel erfolgen, und diese hängen einerseits von der Form des Scheitels und andererseits davon ab, ob das Wachsthum des Vegetationspunktes ein einheitliches ist oder nicht. — Der Schein, als ob die Scheitelzelle persistirte, wird wesentlich bedingt durch die Form des Scheitels selbst und durch die Art der Segmentirung; schliessen die dem Scheitel nächsten Anticlinen einen linsenförmigen oder einen Raum von tetraëdrischer Form ein, so wird durch die neue Segmentwand dieser Raum (die Scheitelzelle) in zwei sehr ungleich geformte Theile zerlegt; der eine, das Segment, hat eine ganz andere Form als die ältere Scheitelzelle, der andere dagegen behält dieselbe Form und erscheint deshalb als dasselbe Ding,

1) Kuhn: Zur Entw.-Gesch. der Andreaeaceen. 1870. Taf. 5, 34.

Digitized by Google

wie die vorige Scheitelzelle. Wird dagegen eine Scheitelzelle so getheilt, dass zwei gleiche Schwesterzellen entstehen, wie bei Fucus periodisch geschieht, so verschwindet dieser Schein der Persistenz und man nimmt die beiden neuen Zellen entweder für zwei neue Scheitelzellen, oder man nennt sie Randzellen oder sonst wie.

Dass die Scheitelzelle die am ausgiebigsten wachsende des Vegetationspunktes sei, ist wiederholt behauptet und bisher kaum bestritten worden. So sagt Hofmeister (Zellenlehre p. 132): »Ist die Massenzunahme der Scheitelzelle eines Vegetationspunktes dagegen rascher als die der nächsten Umgebung derselben, so wird der Vegetationspunkt eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen« u. s. w. Ganz offenbar stützt sich diese Ansicht auf die hervorragende Grösse der Scheitelzelle bei Laubmoosen, Equiseten, Farnkräutern, Selaginellen u. a. Es ist dabei aber ausser Acht gelassen, dass von mehreren in Theilung und Wachsthum begriffenen Zellen die eine desshalb grösser sein kann, als die anderen, weil sie entweder rascher wächst, oder weil sie sich seltener theilt; die Vergleichung der Dimensionen an einem Schnitt allein giebt aber keine Auskunft, ob das Eine oder das Andere der Fall ist, denn auch hier ist festzuhalten, dass die Vertheilung des Wachsthums im Vegetationspunkt nur aus der messenden Vergleichung wenigstens zweier consecutiver Entwickelungsstadien erschlossen werden kann. Wenn man die Vertheilung des Wachsthums aus der Besichtigung eines Präparates, d. h. aus dem Verlauf seiner Constructionslinien erschliesst, so liegt dabei die stillschweigende Voraussetzung zu Grunde, dass Umfang und innere Construction des Vegetationspunktes während gewisser Zeit trotz des Wachsthums unverändert bleiben; nur unter dieser Voraussetzung kann aus dem Bild des Zellnetzes eines Vegetationspunktes auf die Vertheilung des Wachsthums in ihm geschlossen werden. Unter dieser Voraussetzung und der ferneren Annahme, dass die Scheitelzelle bis zu ihrer nächsten Segmentirung immer wieder dieselbe Form und Grösse annimmt, welche sie bei der vorhergehenden hatte und dass die consecutiven Segmente im Moment ihrer Entstehung alle dieselbe Grösse haben (was ja allgemein angenommen wird), kann man aus den vorhandenen Abbildungen einigermassen ein Urtheil darüber gewinnen, ob die Scheitelzelle rascher oder langsamer wächst als ihre Segmente. Am einfachsten gelingt dies da, wo die Segmente durch Transversalwände entstehen, wie bei Chara und Nitella. Unter obigen Voraussetzungen müsste, wenn die Scheitelzelle sich ebenso rasch verlängerte, wie die Segmente, in dem Moment, wo das neue Segment (*I*) entsteht, das vorhergehende (*II*) gerade doppelt so lang[1]), das drittvorhergehende (*III*) gerade dreimal so lang sein, wie das eben ent-

1) Auf der Längsaxe gemessen. Vergl. z. B. die Figuren p. 296 meines Lehrbuchs IV. Aufl.

Digitized by Google

standene jüngste Segment. Meine alten Zeichnungen von Characeen zeigen nun aber durchgehends, dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr das zweite Segment mehr als doppelt, das dritte Segment viel mehr als dreimal so gross ist als das jüngste u. s. f. Dies stimmt genau mit meinen Messungen an Wurzelspitzen, denen zu Folge gleich lange Stücke in gleichen Zeiten um so langsamer wachsen, je näher sie der Spitze liegen[1]. Für Vegetationspunkte mit zwei- oder dreireihig segmentirten Scheitelzellen fehlen mir geeignete Beobachtungen und aus den Bildern der vorliegenden Literatur dürfte es kaum möglich sein, unsere Frage zu entscheiden, soweit es sich um das Wachsthum der Längsaxe handelt. Diese Entscheidung mag daher besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die Frage, ob die Scheitelzelle rascher wächst als andere Theile des Vegetationspunktes, wurde soeben nur bezüglich der Längsaxe geprüft; sie kann aber auch betreffs der gewölbten Aussenwand, welche an den Segmenten später zur äusseren, der Axe parallelen Längswand wird, gestellt werden; in diesem Falle wird das Längenverhältniss der zu messenden Stücke eine Function der Krümmung der Scheitelfläche sein müssen[2]. Die Frage kann auch den Sinn haben, ob das Volumen der Scheitelzelle rascher zunimmt, als ein gleiches Volumen an einer andern Stelle des Vegetationspunktes. In dieser Beziehung bieten die vorhandenen Bilder (z. B. Cramer's Equisetenscheitel und die von Nägeli und Leitgeb in »Entst. und Wachsth. der Wurzeln«) genügende Auskunft, indem die Vergleichung von Längs- und Querschnitten zur Genüge zeigt, dass das Volumen der Segmente um so rascher zunimmt, je weiter sie von der Scheitelzelle (innerhalb des Vegetationspunktes) entfernt sind.

Macht man auch hier die Voraussetzung, dass bei gleichbleibendem Gesammtbild des Vegetationspunktes alle Segmente im Augenblick ihrer Entstehung dieselbe Grösse haben, so würde das Volumen des zweitjüngsten im Augenblick, wo das jüngste entsteht, gerade doppelt so gross, das des drittjüngsten gerade dreimal so gross, das der fünftjüngsten gerade fünfmal so gross sein, als das Volumen des jüngsten, wenn das Wachsthum in der Scheitelzelle dem der Segmente gleich wäre. Dass diese Proportionalität zwischen Alter und Volumen der Segmente nicht besteht, dass letzteres viel rascher wächst, als dieser Proportionalität entspricht, zeigen die Bilder ganz unzweifelhaft auch ohne Messungen; die Zunahme der Volumina consecutiver Segmente ist so rapid, dass schon die auf das Augenmaass basirte und durch geeignete Ueberlegung gestützte Abschätzung gar keinen Zweifel lässt.

---

1) Vergl. Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg Bd. I, p. 413 ff.

2) Vergl. Nägeli und Leitgeb: »Entstehung u. Wachsth. der Wurzeln« p. 91 ff.

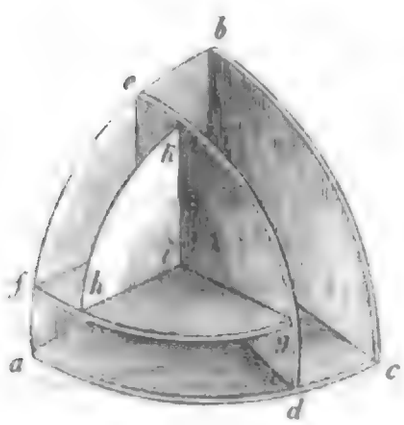
Digitized by Google

In all' diesen Fällen, wo sich die Wahrscheinlichkeit ergibt, dass die Scheitelzelle nicht, wie bisher geglaubt, die raschest, sondern die langsamst wachsende Region des Vegetationspunktes repräsentirt, ist dieser selbst confocal gebaut. Bei nicht confocal gebauten, aber mit coaxialen Periclinen versehenen Vegetationspunkten wird es darauf ankommen, ob man auch hier von einer Scheitelzelle reden will oder nicht. Nimmt man z. B. bei einer so gebauten kryptogamischen Wurzelhaube die Scheitelzelle der Wurzel auch als Scheitelstelle der Haube[1]), so wird man auch hier finden, dass die Scheitelzelle langsamer wächst als die Haubenkappen.

Alle auf das vorliegende Beobachtungsmaterial gestützten Erwägungen machen also wahrscheinlich, dass die Scheitelzelle gerade da, wo man bisher allein eine solche annahm, bei confocalen Vegetationspunkten, die am langsamsten wachsende Region des Vegetationspunktes repräsentirt, wogegen an der Scheitelwölbung nicht confocaler Meristemprotuberanzen das stärkste Wachsthum stattfinden kann. Nichts könnte erwünschter sein, als eine definitive Entscheidung dieser Frage auf Grund neuer messender Untersuchungen und sorgfältiger geometrischer Erwägungen.

Es ist nun betreffs der Scheitelzelle noch die Frage zu behandeln, ob auch für ihre Wände die rechtwinkelige Schneidung gilt. In solchen Fällen, wo Quersegmente (wie Fig. 2 Taf. III) gebildet werden, oder wo gekrümmte Hauptwände zwei Segmentreihen erzeugen (wie bei Fissidens und Selaginella), spricht wenigstens nichts gegen die Annahme rechtwinkeliger Schneidung, da man durch rechtwinkelige Construction aus krummen Linien gerade solche Bilder bekommt. Dagegen scheinen sich manche Beobachter betreffs der dreiseitig pyramidalen (tetraedrischen) Scheitelzellen dem Irrthum hinzugeben, als ob ihre Hauptwände ($g\,i\,k - h\,i\,k - g\,i\,h$ Fig. 11) sich schiefwinkelig schneiden müssten, wenn sie auch auf der Aussenwand rechtwinkelig stehen, weil die Scheitelzelle im optischen Querschnitt ein Dreieck darstellt, dessen Seiten sich natürlich nicht sämmtlich rechtwinkelig schneiden können. Allein es ist leicht einzusehen, dass die Scheitelansicht der Scheitelzelle (Horizontalprojection, optischer Querschnitt) über den Neigungswinkel der Hauptwände keine Auskunft gibt. Nehmen wir den einfachsten Fall, dass die Scheitelansicht dieser Zelle ein gleichseitiges Dreieck darstellt, dessen Seiten also sich unter 60°

Fig. 11.



Eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, von oben gesehen; die Hauptwände als eben gedacht. Mit drei Segmenten.

1) Was sie wenigstens insofern ist, als sie die Urmutterzelle aller Haubenkappen darstellt, in demselben Sinne wie sie die Urmutterzelle des Wurzelkörpers selbst ist.

Digitized by Google

schneiden, was nach Nägeli und Leitgeb für die pyramidalen Scheitelzellen der Gefässkryptogamen gilt, dass die Scheitelzelle also das Bild Holzschn. 11 darbietet. Es leuchtet sofort ein, dass dieses Bild ganz dasselbe sein würde, wenn die 3 Flächen *kig*, *kih*, *ihg* die Ecke eines Würfels oder die spitze Ecke eines Rhomboëders oder eine stumpfe Ecke bildeten; in der Scheitelansicht ist darüber nichts zu entscheiden, sie zeigt ein gleichseitiges Dreieck als Querschnitt der Zelle, ohne etwas über die Neigung der fraglichen Wände zu lehren, die doch im ersten Falle sicherlich eine rechtwinkelige, in den beiden andern eine schiefwinkelige ist. Vielmehr müssen richtig geführte Längsschnitte darüber Auskunft geben, ob die Hauptwände einander rechtwinkelig schneiden, was nach manchen Abbildungen sehr wahrscheinlich ist, nach anderen allerdings bezweifelt werden könnte. Es ist dabei jedoch zu beachten, dass, wenn die Hauptwände eben sind und eine Würfelecke darstellen, die ganze Scheitelzelle einen Kugel-Octanten darstellen muss, wenn rechtwinkelige Schneidung auch an der Scheitelwölbung stattfinden soll; diese letztere muss dann also sphärisch gekrümmt sein, was bei der Gesammtform des Vegetationspunktes kaum je oder selten vorkommen dürfte; ist es nicht der Fall, ist die Scheitelkrümmung keine sphärische, so können die sie rechtwinkelig schneidenden Hauptwände auch nicht Ebenen sein und keine Würfelecke darstellen; sie müssen vielmehr selbst gekrümmt sein, was, wie es scheint, auch der gewöhnliche Fall ist, und gerade dies spricht für die rechtwinkelige Schneidung der Hauptwände unter sich und mit der Aussenwand.

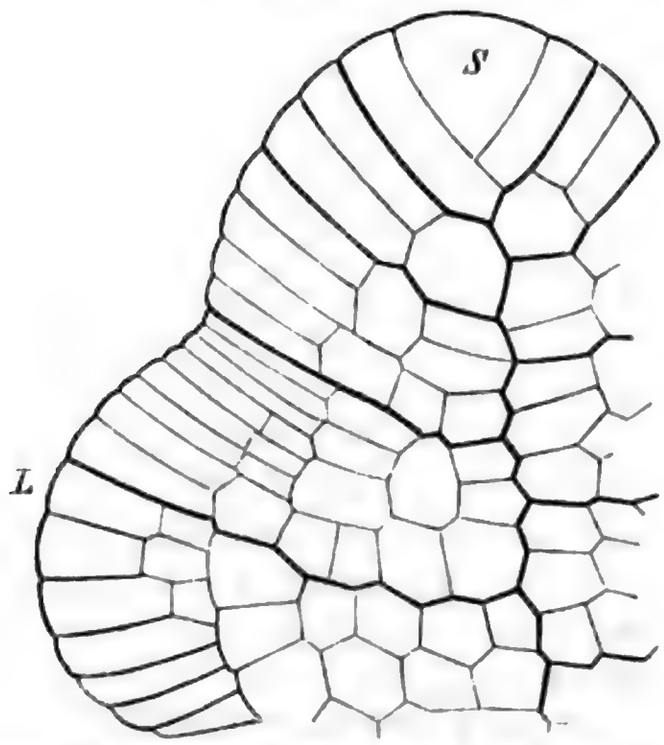
Die Verhältnisse im Scheitel der Jungermannieen und solcher Laubmoose, deren Segmentirungswände den Hauptwänden der Scheitelzelle nicht parallel sind, sondern anodisch vorgreifen, scheinen mir noch nicht hinreichend durchsichtig, um in Kürze etwas Abschliessendes darüber zu sagen; doch wäre bei erneuter Beobachtung vor Allem die Frage im Auge zu behalten, ob die anodisch vorgreifenden Wände nicht im Moment ihrer Entstehung doch parallel mit der je viertvorausgehenden Wand sind und erst durch nachträgliches Wachsthum Verschiebung eintritt.

Die Frage, unter welchen Bedingungen überhaupt eine Scheitelzelle zu Stande kommt oder nicht, ist vorwiegend deshalb sehr schwierig zu beantworten, weil es an einer allgemein acceptirten Definition dessen fehlt, was man mit dem Wort »Scheitelzelle« ein für alle Mal bezeichnen will. Diese Unbestimmtheit des Sprachgebrauchs, verbunden mit der Ansicht, es müsse sich an jeder Sprossung eine Scheitelzelle nachweisen lassen, hat bei einigen neueren Beobachtern zu den sonderbarsten Schematisirungen geführt. Selbst in Fällen, wo die medianen Längsschnitte (z. B. Wurzelträger von Selaginella bei Treub l.c.) oder die Oberflächenansicht von Blättern und sonstigen Gewebeflächen Bilder ergeben, welche durch unsere Fig. 4, Taf. III schematisirt sind, glaubte man Zellreihen

Digitized by Google

so zusammensuchen und durch stärkere Striche hervorheben zu müssen, dass ein Anklang an die aus bekannten Scheitelzellen entstandenen Gewebebilder entsteht (vergl. Holzschn. 15). Vorherrschend ist wohl der Sprachgebrauch, wonach eine Zelle dann als Scheitelzelle bezeichnet wird, wenn sich aus ihr das gesammte Gewebe einer Sprossung genetisch ableiten lässt, wenn sie als Urmutterzelle desselben betrachtet werden kann. Allerdings ist dies, wie schon oben gezeigt wurde, eine Fiction, da es gar keine dauernde Scheitelzelle giebt, die jeweilige Scheitelzelle vielmehr die Tochter der vorigen und die Schwester des letzten Segments ist. Trotzdem enthält jene Definition etwas dem reinsinnlichen Eindruck eines Zellhautnetzes Entsprechendes und kann daher ohne Schaden beibehalten werden, wenn man sich nur des wahren Sachverhaltes bewusst bleibt. So ist z. B. auch in unserem Holzschnitt 12 die Zelle *S* die Urmutterzelle des ganzen Gewebecomplexes des jungen Blattes, also eine Scheitelzelle. Dass man nun eine solche Urmutterzelle gerade als Scheitelzelle bezeichnet, hat offenbar seinen Grund darin, dass sie am Scheitel des betreffenden Organes liegt, gleichgültig, ob dieser vorgewölbt oder flach oder eingesenkt ist. Bedingung einer Scheitelzelle ist also nicht nur, dass sie die Urmutterzelle ist, sondern auch dass sie am Scheitel liegt; es muss also, wenn es eine geben soll, vor Allem ein Scheitel da sein. Was aber ein Scheitel ist, soll unten erklärt werden.

Fig. 12.



Blatt von Ceratopteris mit Scheitelzelle am confocal gebauten Gipfel und ohne solche an dem nicht confocal gebauten Seitenlappen *L* (nach Kny).

Wenn hiermit behauptet wird, eine Scheitelzelle setze einen Scheitel voraus, so gilt doch nicht die Umkehrung, dass jeder Scheitel eine Scheitelzelle haben müsse. Vielmehr gehören alle diejenigen Zellen, welche in der Literatur als Scheitelzellen bezeichnet werden, solchen Vegetationspunkten an, welche confocale Constructionslinien besitzen, wie auf Tafel III, IV. Nämlich nur in diesem Falle bietet sich dem Auge ein Bild des Zellnetzes dar, welches gewissermassen in seiner Gesammtheit auf eine Zelle, auf die Scheitelzelle, hinweist[1]. — Sind dagegen die Constructionslinien eines Vegeta-

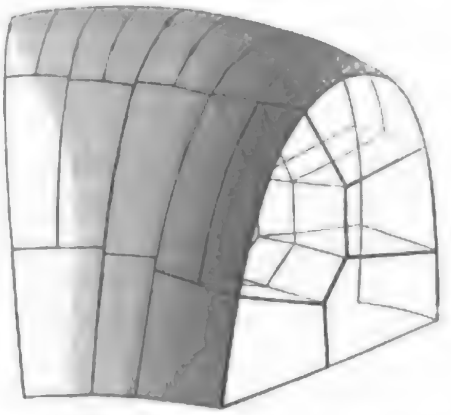
1) Und dieser Eindruck des Zellenbildes wird um so verführerischer, je grösser die Zellen am Scheitel sind, d. h. je seltener neue Wände entstehen.

Digitized by Google

tionspunktes nicht confocale Curven, so gibt es auch keine Scheitelzelle im Sprachgebrauche. So hat z. B. in unserem Holzschnitt 12 der linke Blattlappen *L* keine Scheitelzelle, weil seine Constructionslinien (besonders deutlich die Anticlinen) nicht confocal verlaufen, da sie ihre Convexitäten der Axe des Lappens *L* und seinem Scheitel zukehren. Gerade so ist es bei den Blättern von Marsilia nach Hanstein (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Taf. XIV). Da der confocale oder nicht confocale Bau aber mit der inneren Vertheilung des Wachsthums zusammenhängt, so sieht man, dass die Existenz einer Scheitelzelle nach dem Sprachgebrauch auf dieser letzteren mit beruht. Doch ist auch dies nicht das allein Entscheidende, denn bei den Phanerogamen ist auch bei confocalem Bau des Vegetationspunktes gewöhnlich keine Scheitelzelle vorhanden, obwohl sie gewiss gelegentlich vorkommen kann (junge Blätter von Elodea, Hippuris, zuweilen im Vegetationspunkt von Zea Mais u. a.). — Es würde sich übrigens darüber discutiren lassen, ob nicht auch bei nur coaxialem Bau Scheitelzellen im oben definirten Sinne möglich sind[1]; hier sollte jedoch nur constatirt werden, dass der Sprachgebrauch, der sich eng an den sinnlichen Eindruck der Zellhautnetze anschliesst, in solchen Fällen keine Scheitelzelle annimmt.

Die mit dem Sprachgebrauch von der Scheitelzelle verbundenen Schwierigkeiten treten besonders eclatant hervor, wenn es sich um das Randwachsthum von scheibenförmigen oder doch flachen Gebilden handelt. Von der Fläche aus gesehen, kann der Umriss derartiger Körper ein gleichförmig gekrümmter sein oder doch nahezu einen Kreisbogen darstellen; ein Scheitel und demzufolge eine Scheitelzelle findet sich nicht. Das Zellhautnetz zeigt, von der Fläche aus gesehen, schwach gekrümmte Periclinen und radienartig verlaufende Anticlinen, welch' letztere auch, wie im Holzschnitt 14, nichtconfocale schwache Krümmungen haben können. Auf dem Verticalschnitt können solche Gebilde Zellwandnetze der allerverschiedensten Art darbieten. Bestehen sie (wie z. B. bei Coleochaete scutata) aus einer einzigen dünnen Zellschicht, so gleicht der Radialschnitt der Scheibe dem Längsschnitt eines gegliederten Algenfadens; ist dagegen der flache Gewebekörper mehrschichtig, so kann die verticale

Fig. 13.



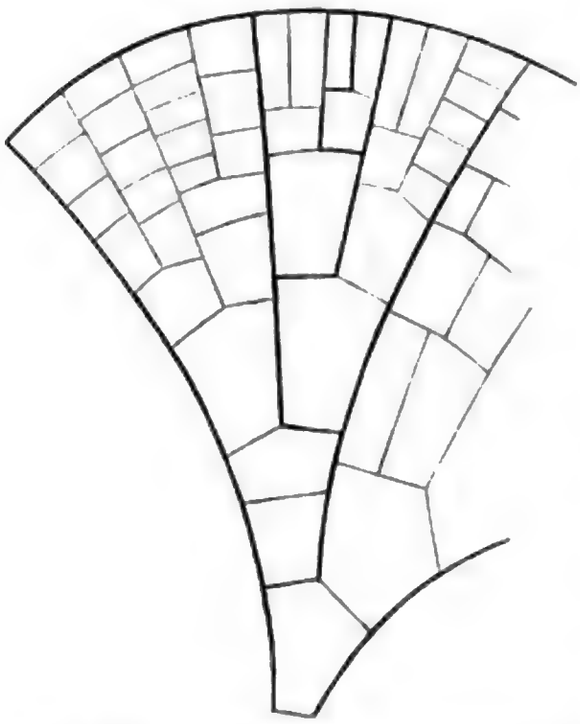
Willkürlich construirtes Schema für Randwachsthum. Die Zellwände rechts sind geradlinig gezeichnet, um das perspectivische Bild weniger zu stören.

1) So z. B. bei Wurzelhauben der Kryptogamen, wo die Scheitelzelle des Wurzelkörpers selbst zugleich die Scheitelzelle der Haube darstellt.

Digitized by Google

Schnittfläche Constructionscurven von nicht confocalem Verlauf zeigen, wie bei Melobesia (nach Rosanoff), oder, was häufiger ist, der Verticalschnitt hat confocale Structur und kann dann unserer Fig. 2 oder 3 Taf. III ähnlich sein. In diesem Falle nun, der auch bei Holzschnitt 13 ins Auge gefasst ist, entsteht auf dem Verticalschnitt der Gewebefläche das Bild einer gewöhnlichen Scheitelzelle mit Segmenten und zwar nicht zufällig, sondern nothwendig, weil die am Rande liegende Zelle auf dem Verticalschnitt den Ort der stärksten Krümmung einnimmt, wie es jeder Scheitelzelle geziemt. Denkt man sich aus dem Rande Holzschnitt 13 durch zwei radiale Verticalschnitte einen Sector von der Breite einer Randzelle herausgeschnitten, so ist diese für das betreffende Gewebestück eine wirkliche Scheitelzelle. Da jedoch der ganze flache Körper aus zahlreichen solchen nebeneinander liegenden Stücken besteht, so zeigt die Oberflächenansicht oder der Horizontalschnitt ein Bild, wie Fig. 4 Taf. III, auf welchem von einer Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne nichts zu merken ist.

Fig. 14.



Blattrand von Trichomanes nach Prantl, von der Fläche gesehen. Vergl. auch die älteren Abbildungen bei Sadebeck in Just's Jahrb. für 1874 p. 390 ff.

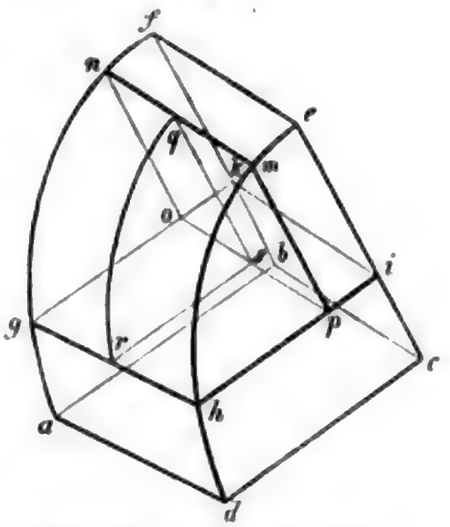
Nun kommen aber complicirtere Fälle vor. Der flache Gewebekörper braucht in der Flächenansicht nicht gleichförmig gekrümmt zu sein, diese Krümmung kann einen Scheitel besitzen und dieser kann einwärts gebuchtet sein, wie bei Farnprothallien, Marchantieen, Metzgeria u. a. Man hat ein flaches Gebilde mit Rand und in diesem Rande einen Scheitelpunkt, auf welchen die Abstammung aller Zellen zurückgeführt werden kann. Liegt nun am Scheitel des Randes eine Zelle, welche im oben angegebenen fictiven Sinne als Urmutterzelle des gesammten Zellgewebes gelten kann, so wird sie auch hier vom Sprachgebrauch als echte Scheitelzelle zugelassen. In diesem Falle kann es sich nun aber ereignen, dass die Scheitelzelle kaum grösser oder selbst kleiner ist, als die aus ihr entspringenden Gewebezellen, so dass sie nicht mehr als eine Lücke im Constructionssystem erscheint, dies um so weniger, wenn sie dieselben Theilungen erfährt, wie jede andere Randzelle, wie dies z. B. nach Leitgeb's Beschreibung und Abbildung bei Blasia pusilla der Fall sein muss[1].

1) Leitgeb: Untersuchung über die Lebermoose I, Taf. I.

Digitized by Google

Leitgeb gibt l. c. Taf. V, Fig. 30 das Schema dieser Scheitelzelle, jedoch seiner Beschreibung entsprechend so, dass die verticale Theilungswand in ihr seitwärts auftritt und so aus der Scheitelzelle zwei ungleich grosse Tochterzellen entstehen, von denen die kleinere als Segment, die grössere als neue Scheitelzelle aufgefasst wird. Mir scheint jedoch aus Leitgeb's gewiss höchst zuverlässigen Bildern auf Taf. I (Fig. 3 *B*, Fig. 5) hervorzugehen, dass die verticale Theilungswand die Scheitelzelle genau halbirt, wie in unserem Holzschnitt 15 (Wand *q r s* in der Scheitelzelle *g h p o n m*). Mir wird dies noch dadurch wahrscheinlicher, weil hier gar kein Grund zur Bildung ungleich grosser Zellen vorliegt und die allgemeine Regel der Zellbildung die Entstehung volumengleicher Zellen ist[2]). Sollte, wie ich allerdings glaube, meine Auffassung von Leitgeb's Beobachtungen die richtige sein, so wären die Bilder, wo die Scheitelzelle nach der Verticaltheilung aus einer kleineren (neuen Scheitelzelle) und aus einer grösseren (Segment) besteht, nur auf nachträgliches ungleiches Wachsthum zurückzuführen. Die schwächer wachsende der beiden Zellen wird so zur neuen Scheitelzelle und theilt sich später durch eine verticale Halbirungswand. — Ist nun aber diese ganze Auffassung richtig, so sind die Theilungsvorgänge in der Scheitelzelle von Blasia genau die einer gewöhnlichen Randzelle; und es zeigt sich hier sehr deutlich, dass es überhaupt eine dauernde Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne nicht gibt. Die jeweilige Scheitelzelle ist immer die Schwester des letzten Segments, gewöhnlich jedoch von ganz anderer Gestalt als dieses, worauf eben der Schein der Persistenz einer Scheitelzelle beruht; bei Blasia dagegen werden durch die Theilung der jeweiligen Scheitelzelle zwei auch an Gestalt ganz gleiche Schwesterzellen geliefert, worin allein das Ueberraschende dieses Falles nach meiner Auffassung liegt.

Fig. 15.



Scheitelzelle mit zwei Segmenten, auf deren Bildung Halbirung der Scheitelzelle folgt. Der Bequemlichkeit wegen sind die Theilungswände sämmtlich als ebene gezeichnet.

Eine Bestätigung der Richtigkeit meiner Auffassung finde ich in der

---

2) Dass dies auch für die Segmentirung der gewöhnlichen Scheitelzellen sehr wahrscheinlich ist, werde ich anderwärts zu begründen suchen. Hier nur Folgendes. Ist die neue Segmentwand einer z. B. dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle einer ihrer Seitenflächen parallel, so wird von der Scheitelzelle eine ihr ähnlich geformte abgeschnitten; auf einem medianen Längsschnitt, der die beiden fraglichen Wände trifft, muss sich die Wölbungslinie der alten zu der der neuen Scheitelzelle wie $\sqrt[3]{2} : 1$ oder fast wie 5 : 4 verhalten, wenn Halbirung eingetreten ist, und manche Bilder entsprechen dieser Forderung.

Digitized by Google

von Rostafinski gegebenen Darstellung der Vorgänge im Scheitel von Fucus vesiculosus (vergl. unsere Fig. 6 Taf. III), wo nach Abgliederung eines Basalsegments und zweier »flächensichtigen« Segmente die Scheitelzelle in zwei Hälften zerfallen kann[1]), die entweder beide zu normalem Gewebe sich umbilden, oder beide wie Scheitelzellen sich verhalten können, oder endlich nur die der Axe zugekehrte Hälfte behält den Character einer Scheitelzelle; es können somit bei Fucus vesiculosus Scheitelzellen unbestimmter Zahl nebeneinander liegen und einen »Scheitelrand« darstellen.

§ 7. Bildungscentrum, Axe, Scheitel, Vegetationspunkt.

Diese Begriffe sind für die Morphologie ebenso wie für die Physiologie des Wachsthums von ganz fundamentaler Bedeutung, denn sie beziehen sich auf die innere und äussere Symmetrie der Pflanze, die allen morphologischen Erwägungen immer, wenn auch meist stillschweigend zu Grunde liegen und ohne welche eine tiefere Einsicht in die Wachsthumsvorgänge und alle mit ihnen zusammenhängenden Bewegungen nicht zu erreichen ist.

Da ich nun bei den vorausgehenden Betrachtungen über die Zellenanordnung im Urmeristem ebenfalls genöthigt war, diese Begriffe vielfach zu benutzen, und da andererseits befriedigende Definitionen derselben in der Literatur nicht zu finden sind[2]), so erlaube ich mir hier nachträglich eine Reihe von Sätzen aufzustellen, welche den wahren Zusammenhang dieser Begriffe unter sich hervorheben sollen. Statt ausführlicher Begründungen, welche sehr viel Raum beanspruchen würden, werde ich mich dabei mit dem Hinweis auf allbekannte Beispiele begnügen.

Die Begriffe Bildungscentrum, Axe, Scheitel, Vegetationspunkt finden ihre unumschränkte Anwendung nur bei höher entwickelten Pflanzen, zu denen hier allerdings auch die Mehrzahl der Thallophyten zu rechnen ist. Unter diesen aber sind die am niedrigsten Organisirten (viele einzellige, mit Ausnahme der Siphoneen) dieses eben deshalb, weil ihre Organisation zu einfach oder zu unregelmässig ist, um die Anwendung jener Begriffe auf sie zu gestatten. Sollen diese also klar gelegt werden, so müssen wir die Beispiele unter den höher organisirten suchen.

Querschnitt eines Pflanzentheils nennen wir einen solchen Schnitt, in welchem wir ein Bildungscentrum auffinden, welches innerhalb der Schnittfläche keine Verrückung erfährt. Das Bildungscentrum oder der

---

1) Die Theilungswand würde bezüglich unserer Fig. 6 Taf. III parallel der Papierebene liegen.

2) Der durchaus fehlerhaften Definition Hofmeister's (Allg. Morph. p. 405, 406), wonach die »Längslinie oder Axe« eines Pflanzentheiles »die dauernd begünstigte Richtung der Volumenzunahme« sein soll, bin ich bereits in meinem Lehrbuch § Wachsthumsrichtungen (z. B. IV. Aufl. p. 206 ff.) entgegengetreten.

Digitized by Google

organische Mittelpunkt ist der Punkt der Schnittfläche, auf welchen die gesammte Structur derselben als auf den Ausgangspunkt für ihre räumliche Orientirung hinweist. Obgleich dieser Punkt keineswegs mit dem geometrischen Mittelpunkt zusammen zu fallen braucht (z. B. bei hypo- oder epinastischen Zweigen von kreisförmigem Querschnitt), zweifelt doch kein Botaniker an seinem Vorhandensein und seiner Lage in irgend einem gegebenen Fall; es genügt hierfür der Hinweis auf Querschnitte von Wurzeln, Stengeln, Früchten, Blättern u. s. w. Jeder weiss, dass er nur dann einen wirklichen Querschnitt vor sich hat, wenn diese Beziehung der Organisation auf den einen Punkt ganz klar und einleuchtend hervortritt. Zur Erläuterung, wenn eine solche nöthig wäre, mag unser Holzschnitt 2 und 7 dienen. Auch wenn man ein bis dahin ganz unbekanntes Organ beliebig durchschneidet, weiss man daher, ob der Schnitt ein Querschnitt ist oder nicht.

Da nun, was ein Querschnitt sei, jederzeit leicht zu constatiren ist, so kann man daraus die Lage und Form der Längsaxe (Axe, Wachsthumsaxe) ableiten: es ist diejenige gerade oder krumme, durch den organischen Mittelpunkt gehende Linie, auf welcher der gegebene Querschnitt senkrecht steht; hat man zahlreiche, wenn auch unter sich nicht sehr ähnliche Querschnitte eines Organs, so ist die Verbindungslinie ihrer organischen Centra die Axe.

Ein Schnitt, welcher die Axe enthält (sie nicht schneidet), ist ein medianer Längsschnitt. Je nach den Symmetrieverhältnissen des Organs kann dasselbe nur einen oder mehr mediane Längsschnitte zulassen. Ist das Organ schraubenförmig gekrümmt (z. B. bei einer gewickelten Ranke), so ist es auch die Axe, und ein medianer Längsschnitt ist zwar denkbar, aber praktisch nicht ausführbar. Die Entstehung der Längsaxe eines Organs kann man sich so vorstellen, dass der organische Mittelpunkt eines Querschnitts sich nach einer Richtung hin geradlinig oder krummlinig fortbewegt. Der Ausgangspunkt dieser Bewegung ist dann die Basis des Organs, das Ziel derselben die Spitze, oder der Scheitel. Je nach den Wachsthumsverhältnissen kann diese Bewegung des organischen Mittelpunktes oder des Bildungscentrums im Verhältniss zum radialen Wachsthum rasch oder langsam sein, davon hängt dann die Gesammtform des Organs ab, ob es in Richtung der Axe niedrig (Stammtheil vieler Zwiebeln, Crocusknollen, Isoëtesstämme, manche Früchte von Cucurbita, Hura crepitans u. a. m.) oder langgezogen ist. Die Axe ist weder die Richtung des raschesten noch die des dauerndsten Wachsthums, sondern die Linie, welche das durch das Wachsthum verschobene Bildungscentrum beschreibt. Unterbleibt diese Bewegung, wie bei den Thallusscheiben von Coleochaete scutata, so giebt es wohl einen Mittelpunkt, aber keine wirkliche (sondern nur eine gedachte) Längsaxe; ist sie sehr gering, so gibt es eine niedrige Scheibe, wie bei Melobesia.

Digitized by Google

Nach dem Ausgangspunkt unserer Betrachtung ist das Bildungscentrum immer auf dem Querschnitt zu finden; auf dem medianen Längsschnitt kann es sichtbar sein oder nicht. Nicht sichtbar ist es, wenn der Längsschnitt des Vegetationspunktes einen nicht confocalen Bau hat; wenn aber in diesen Fällen die Structur eine coaxiale ist, so ist auf dem medianen Längsschnitt wenigstens die Lage der Axe zu ermitteln (vergl. z. B. Wurzelhauben wie Fig. 11, 12, Taf. IV). Ist dagegen die Structur des Vegetationspunktes eine confocale, so ist der Focus der Anti- und Periclinen das organische Centrum, welches auch auf dem Querschnitt als solches erscheint. Der Scheitel des Vegetationspunktes fällt also nicht mit dem organischen Centrum zusammen. Gewöhnlich liegt das letztere in der Substanz des Vegetationspunktes, wie bei Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 11, 12 auf Taf. III, IV. Es kann aber auch vorkommen, dass das Bildungscentrum (Focus der Anti- und Periclinen) ausserhalb des Vegetationspunktes, über dem Scheitel liegt, wie Fig. 5, 6 Taf. III. — Bei confocaler Structur ist der gewöhnliche Fall der, dass der Weg, den der Focus (das Bildungscentrum) beschreibt, also die Längsaxe des Organs, auch zugleich die Axe der Peri- und Anticlinen darstellt (vergl. Fig. 1, 2, 3, 5, 6 Taf. III); es scheint jedoch auch vorzukommen, dass die Wachsthumsaxe eines medianen Längsschnittes mit dem Parameter sämmtlicher Constructionslinien zusammenfällt, wie in Fig. 9, 10 Taf. IV, wo xx und yy dieselbe geometrische Bedeutung wie in Fig. 1, 2, 3 haben, aber bezüglich des Längsschnittes so orientirt sind, dass hier der Parameter der Parabeln die Längsaxe des Wachsthums darstellt. Jedenfalls sind derartige Constructionen theoretisch möglich; ob sie wirklich vorkommen, lasse ich noch dahingestellt. Doch scheint es, dass Fig. 9 vielleicht dem Zellnetz junger Blätter von Sphagnum (Nägeli in Pflanzenphys. Unters. Heft I, Taf. IX) und Fig. 10 dem Flächenschnitt von Metzgeria furcata (Kny, Jahrb. f. wiss. Bot. IV, Taf. V) entspricht. — Wäre dieses Constructionssystem wirklich vorhanden, so würden die beiden Systeme der Constructionscurven jedes gleichzeitig den Namen von Peri- und Anticlinen tragen müssen, sie sind daher mit AA und $A'A'$ bezeichnet; bezüglich des rechten Blattrandes von Fig. 10 sind alle AA Anticlinen, bezüglich des linken Randes aber zugleich Periclinen und umgekehrt bei den $A'A'$. Verweilen wir noch einen Augenblick bei dieser wenn auch bezüglich ihres Vorkommens nicht zweifelfreien, doch möglichen Structur eines Blattes, so bemerkt man (Fig. 9), dass das Bildungscentrum in diesem Falle an der Basis liegt; indem das Blatt wächst, bewegt sich sein Bildungscentrum so zu sagen nach dem Stengel hin, d. h. das Blatt wird aus dem Stengel hinausgeschoben, oder, wie man zu sagen pflegt, es wächst basipetal. Dies aber schliesst gar nicht aus, dass die Zelle am freien Ende des Blattes durch ihre Theilungen den Eindruck einer Scheitelzelle macht, was sie im gewöhnlichen Sinne des Wortes gar nicht ist. Wir hätten hier einen weiteren Fall, den die bisherige

Digitized by Google

Auffassung der Scheitelzelle kaum zu erklären vermöchte. — Bei Fig. 10 fallen diese Bedenken weg, da hier, trotz der hypothetisch vorausgesetzten Structur, doch die Scheitelzelle eine echte Scheitelzelle im gewöhnlichen Sinne des Sprachgebrauches ist.

Bezeichnet man als Scheitel denjenigen Punkt, in welchem die verlängerte Wachsthumsaxe die Oberfläche des Vegetationspunktes schneidet[1], so leuchtet ein, dass der Scheitel gar nicht in die eigentliche Wachsthumsaxe selbst zu fallen braucht, nämlich dann, wenn das Bildungscentrum (Focus) im Vegetationspunkt selbst liegt (wie in Fig. 1, 2, 3, 7, 8, 11 Taf. III, IV). Nach unserer Definition war die Axe der Weg, den das Bildungscentrum beschreibt; liegt aber, wie in diesen Fällen, der Scheitel über dem Bildungscentrum (dem Focus), so liegt er nicht auf diesem Wege selbst, sondern nur in der verlängert gedachten Richtung desselben.

Nach Alledem erhebt sich nun noch die Frage, was der Vegetationspunkt sei. Dass er nicht der Ort des raschesten Wachsthums ist, wurde oben zur Genüge erwiesen. Wohl aber ist der Vegetationspunkt eines Organes der Ausgangspunkt seiner Gestaltung und zugleich seiner Aussprossungen. Verfolgt man die Configuration des inneren Baues von den älteren, differenzirten Gewebemassen aus bis zum Vegetationspunkt hinauf, so nimmt die Differenzirung und Selbständigkeit der Zellen und Gewebeschichten mehr und mehr ab, bis sie alle in dem indifferenten Urmeristem des Vegetationspunktes gewissermassen zusammenfliessen. Oder auch, aus dem Vegetationspunkt fliessen gewissermassen die sich differenzirenden Gewebe heraus, wie aus einer unerschöpflichen Quelle; aber die Quantität, welche das Urmeristem liefert, ist sehr gering; die Hauptmassenzunahme der Zellen findet statt, indem sie sich differenziren und aus dem Urmeristem herausgetreten sind, ein merkwürdiger, kaum mit irgend etwas sonst vergleichbarer Vorgang.

Aber aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes entstehen nicht nur die Gewebemassen desselben Organes, welches durch die Längsaxe mit dem Vegetationspunkt verbunden ist, sondern auch neue Organanlagen, neue Auswüchse, die ihre eigene Wachsthumsaxe haben, Auszweigungen, Sprossungen ähnlicher oder verschiedener Art, wie die des Mutterorgans.

Beachten wir nun die Thatsache, dass alle neuen Sprossungen mit ihren Vegetationspunkten aus früheren Vegetationspunkten abstammen, dass endlich der erste Vegetationspunkt, aus dem alle anderen (z. B. eines Baumes) abzuleiten sind, aus dem Urmeristem des Embryos oder doch der ersten Sprossanlage (bei Moosen und sonst) entstanden ist, so

---

1) Die Erfahrung zeigt, dass dieser Punkt gewöhnlich der Ort der stärksten Krümmung der Umfangslinie des Längsschnittes ist; flacht sich der Scheitel ab, so haben wenigstens die ihm nächsten Anticlinen eine stärkere Krümmung als die entfernteren.

Digitized by Google

kommt man zu dem Resultat, dass alle Vegetationspunkte einer reichverzweigten Pflanze direct aus dem Embryo abstammen, dass das Urmeristem am Ende der Sprosse eines Baumes ganz unmittelbar (d. h. ohne Vermittelung von Dauergewebe) aus dem Urmeristem des Embryos entstanden ist. Die Vegetationspunkte rücken von einander weg, sie stossen sich gewissermassen gegenseitig ab, indem ihre basalen Gewebetheile sich in differenzirte Gewebe verwandeln, welche lebhaft wachsen und dann Dauergewebe darstellen. Jeder Vegetationspunkt ist gewissermassen ein Ueberrest des Urmeristems, aus welchem sich die erste Sprossanlage einer Pflanze entwickelt. Durchlaufen wir in Gedanken rückwärts alle die Wege, welche die Vegetationspunkte eines Baumes beschrieben haben, so fliessen diese Wege nach und nach sämmtlich zusammen, wie Bäche zu einem Hauptstrome; sie vereinigen sich im Hauptstamm, an dessen Basis (dem Wurzelhalse) der Punkt liegt, wo einst das Urmeristem des Embryos sich befand.

Durch diese Betrachtung gewinnt man auch eine richtige Unterscheidung der normalen und adventiven Sprossung, über welche sich die Schriftsteller noch immer nicht geeinigt haben. Sprossungen, welche sich aus irgend einem Vegetationspunkt entwickeln, sind normale, sie lassen sich alle als directe Descendenz des embryonalen Anfangsgewebes der Pflanze auffassen. Gelegentlich aber können im Dauergewebe selbst neue Vegetationspunkte entstehen; diese sind dann adventive.

Digitized by Google

IV.

Ueber die Herkunft des Kohlenstoffs der Pflanzen.[1])

Von

Dr. J. W. Moll.

Es ist allgemein bekannt, dass die grüne Pflanze mit ihren Blättern Kohlensäure zersetzt und dabei Sauerstoff aushaucht; der Kohlenstoff wird zum Aufbau des Pflanzenleibes verwendet.

Eine andere Frage ist es aber, woher die Pflanze die zu ihrer Entwickelung nothwendige Kohlensäure aufnimmt. Kann die relativ kleine Menge dieses Gases, die sich stets in der Atmosphäre vorfindet, direct von den Blättern aufgenommen und zersetzt werden?

Oder wird vielleicht aus dem Boden Kohlensäure von den Wurzeln aufgesaugt und dann durch Stengel und Blattstiele zu den Blättern geführt, um in diesen ihren Kohlenstoff abzugeben?

Selbstverständlich kann eine dritte Kohlensäurequelle für die Pflanzen nicht bestehen, aber es ist keineswegs von vorneherein unmöglich, dass sowohl die Atmosphäre, wie der Boden, beide einen Theil des Kohlenstoffbedarfs der Pflanze liefern. Der experimentelle Beweis, dass die Blätter die spärlich in der atmosphärischen Luft vertheilte Kohlensäure direct aufnehmen können, ist von mehreren Forschern geliefert worden. Die bezügliche Literatur findet man in meiner ausführlicheren Abhandlung zusammengestellt.

Dazu gibt es noch einige allgemein bekannte Thatsachen, die den Nachweis liefern, dass die Kohlensäure der Atmosphäre vollkommen genügt, um die Pflanzen ihren normalen Entwickelungskreis vollenden zu lassen.

Erstens ist es ganz gewiss, dass die Anwesenheit von lebenden Pflanzen den Kohlenstoffgehalt des Bodens bedeutend vermehrt. Man denke nur an die schwarze, humusreiche Erdkruste, die jeden Sandboden bedeckt, welcher, sich selbst überlassen, seit einiger Zeit mit Moos- oder

---

1) Der vorliegende Aufsatz ist ein Auszug aus einer ausführlicheren Abhandlung, die in den Landwirthschaftlichen Jahrbüchern (herausgegeben von Nathusius und Thiel, VI, Jahrgang 1877) abgedruckt wurde. Der Gegenstand dieser Abhandlung ist eine experimentelle Untersuchung, die ich im Sommer des Jahres 1876 im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Würzburg machte.

Digitized by Google

Haidepflanzen bewachsen war. Es ist klar, dass dieser Kohlenstoff von den Pflanzen der Atmosphäre entnommen wurde.

Es mag also als sicher gelten, dass dem normalen Kohlenstoffbedarf der Pflanzen vollkommen genügt werden kann, ohne dass vermittelst der Wurzeln dieses Gas dem Boden entnommen zu werden braucht. Dabei aber ist es keineswegs von vorneherein gewiss, dass die Wurzeln die Fähigkeit besitzen, Kohlensäure aus dem Boden aufzunehmen, ja sogar sind einige Thatsachen vorhanden, die dies, wenigstens unter gewissen Umständen, als nicht wahrscheinlich erscheinen lassen. Da jede Wurzel während ihres Lebens fortwährend Sauerstoff aus ihrer Umgebung aufnimmt, um dafür Kohlensäure abzugeben, so wird sie auch fortwährend etwas Kohlensäure in ihren Säften gelöst haben, ja möglicherweise soviel, dass die Diffusion dieses Gases aus dem Boden in die Wurzeln nicht stattfinden kann.

Dennoch lässt es sich nicht verkennen, dass unter anderen Umständen, namentlich in einem sehr kohlensäurereichen Boden, die Möglichkeit der Kohlensäureaufnahme durch die Wurzeln keineswegs ausgeschlossen wäre.

Zumal die Wurzeln cultivirter Pflanzen leben in einem solchen Boden; die in ihm enthaltene Luft kann, wie bekannt, bis 9 % Kohlensäure enthalten, d. h. ungefähr 180 Mal mehr als die atmosphärische Luft. Diese Kohlensäure rührt zum grössten Theile von den organischen Düngungssubstanzen her. Es konnte also die Vermuthung nicht fern liegen, dass die Düngung mit organischen Substanzen vortheilhaft sei, weil sie den Wurzeln eine ausgiebige Quelle der Kohlensäure anbietet. Es könnte diese Kohlensäure, in die grünen Blätter geführt, daselbst zu einer ausgiebigeren Kohlensäurezersetzung Veranlassung geben, als wenn die Blätter dieses Gas ausschliesslich aus der umgebenden Luft schöpfen müssen. Somit könnte die dem Boden entnommene Kohlensäure von einem üppigeren Wachsthum und von einer reicheren Ernte die Ursache sein. Wie zu erwarten war, hat diese Vorstellung unter den Naturforschern ihre Vertreter gefunden, wie ich in meiner oben genannten Abhandlung ausführlich gezeigt habe.

Dennoch hat keiner es bis jetzt unternommen, diese Frage experimentell zu lösen, und schien es demnach in erster Linie nothwendig, eine experimentelle Basis zur weiteren Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse zu gewinnen. Das war also der Zweck meiner Arbeit.

Ohne Weiteres ergibt sich dann, dass die erste hier zu lösende Frage diese ist: Können die Blätter einer Pflanze die Kohlensäure zersetzen, welche den Wurzeln derselben Pflanze zur Verfügung gestellt wird?

Ob die Wurzel Kohlensäure aus dem Boden aufnehmen kann, und ob die Kohlensäure, wenn sie aufgenommen wird, aus der Wurzel zu den Blättern geführt werden kann, sind zwei Fragen, deren Lösung erst

Digitized by Google

vorgenommen werden muss, wenn die Hauptfrage ihre Antwort gefunden hat. Ich erwähne sie hier nur deshalb, um diese Hauptfrage deutlicher hervortreten zu lassen.

Ich habe mich nun bei meiner Untersuchung vorwiegend auf die von Sachs gemachte Entdeckung gestützt, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern als das erste sichtbare Product der Kohlensäurezersetzung betrachtet werden muss. Die Kenntniss dieser Thatsache macht auch die Ausführung einer Untersuchung wie die vorliegende in mancher Hinsicht leichter, als das früher der Fall war. Man braucht jetzt nur zu untersuchen, ob Stärke in den Chlorophyllkörnern eines vorher stärkefreien Blattes vorhanden ist, um daraus mit Gewissheit schliessen zu können, dass in einem solchen Blatte Kohlensäure zersetzt worden ist. Ich konnte also meine Frage in der Weise abändern, dass sie also lautete: Können die Blätter Stärke bilden auf Kosten der Kohlensäure, welche den Wurzeln zur Verfügung steht?

Wenn man aber Versuche zur Lösung dieser Frage anstellen soll, so muss man sich allererst die Vegetationsbedingungen klarzulegen suchen, unter denen sich eine Pflanze in der Natur befindet. Dabei ist zu bedenken, dass ein Blatt in der freien Luft eine Umgebung besitzt, deren Kohlensäuregehalt wir als constant betrachten können. Weder die Kohlensäure, welche das Blatt aufnimmt, noch die Kohlensäure, welche es unter Umständen aushaucht, werden irgend eine erhebliche Aenderung in dieser Beziehung verursachen können. Daraus folgt, dass man die Blätter, welche zu diesen Versuchen dienen sollen, in jener Hinsicht auch genau unter dieselben Umstände bringen muss.

Diesen Zweck kann man nun auf zwei Wegen leicht erreichen. Erstens kann man die Blätter in der freien Luft verweilen lassen. Zweitens aber kann man sie in eine durch Kalilauge fortwährend kohlensäurefrei gehaltene Luftmenge bringen, deren constanter Kohlensäuregehalt also gleich Null ist. Nie aber darf man solche Blätter in ein beschränktes Quantum Luft ohne Kalilauge führen. Dessen Kohlensäuregehalt wird ja in Folge der Anwesenheit des Blattes selbst fortwährend erheblich wechseln und es werden also auch fortwährend wechselnde Diffusionsbedingungen hervorgerufen. Ohne weiteres führen uns diese Betrachtungen zu einem einfachen Versuche. Man bringt ein stärkefreies, aber mit der bewurzelten Pflanze verbundenes Blatt in einen abgeschlossenen, mit Luft gefüllten Raum, wo sich auch Kalilauge vorfindet, indem die Wurzel ausserhalb dieses Raumes in humusreicher Erde verweilt. (Erste Versuchsreihe.)

Es fragt sich, ob in dem Blatte, unter diesen Bedingungen ans Licht gebracht, sich Stärke bilden wird. Die auf diese Weise gemachten Versuche haben mich ohne Ausnahme gelehrt, dass im kohlensäurefreien Raum nie Stärkebildung stattfindet.

Demnach schien es wünschenswerth, den Kreis der Beobachtungen

Digitized by Google

zu erweitern, und es dadurch möglich zu machen, die beobachteten Thatsachen von einem etwas allgemeineren Gesichtspunkte aus ins Auge zu fassen. Darum beschloss ich zu untersuchen, ob die Kohlensäure, die irgend einem beliebigen Pflanzentheile (er sei nun Wurzel, Stengel oder Blatttheil) zur Verfügung steht, in einem mit ihm verbundenen Blatte oder Blattstücke Stärkebildung hervorrufen kann, wenn dieses Blatt oder Blattstück sich in einem fortwährend kohlensäurefrei gehaltenen Raume befindet.

Auch hier können ganz einfache Versuche die Frage zur Lösung bringen. Es genügt zum Beispiel, die Spitze eines Blattes in einen abgeschlossenen Raum zu bringen, in dem die Luft durch Kalilauge kohlensäurefrei gehalten wird. Die Basis desselben Blattes mit oder ohne Blattstiel und Stengel braucht dann nur in Luft zu verweilen, die reichlich Kohlensäure enthält (in meinen Versuchen etwa 5 %). War das Blatt stärkefrei, so wird auch jetzt wieder die zu beantwortende Frage diese sein: Kann die Blattspitze im kohlensäurefreien Raum Stärke bilden, auf Kosten der Kohlensäure, die der Blattbasis und dem Blattstiele oder Stengel zugefügt wurde?

Von diesen Versuchen habe ich zwei Reihen gemacht, deren Einrichtung etwas verschieden war (zweite und dritte Versuchsreihe). Sie führten im Zusammenhang mit denen der ersten Versuchsreihe zu dem Resultate, dass in einem kohlensäurefreien Raum ein Blatt oder Blattstück niemals Stärke bilden kann auf Kosten der Kohlensäure, die einem beliebigen anderen Theile derselben Pflanze überflüssig zur Verfügung steht.

Dies genügte mir aber noch nicht. Ohne Zweifel war nach dem Vorhergehenden der Beweis geliefert, dass unter den beschriebenen Bedingungen in einem Blatte sehr wenig, oder besser unsichtbar wenig Stärke entstehen kann. Dennoch war es denkbar, dass in diesen Versuchen sich äusserst geringe Spuren von Stärke gebildet hätten, aber so wenig, dass die bekannte genaue Reaction nicht genügte, sie sichtbar zu machen. Auch war es zum Beispiel möglich, dass in kohlensäurefreier Luft in einem gewissen Zeitraum eben so viel Stärke in den Chlorophyllkörnern entstand, als in derselben Zeit aus ihnen weggeführt wurde. Auch in diesem Falle würde also die stattfindende Kohlensäurezersetzung vermittelst Jodeinwirkung nie nachzuweisen sein. Vielleicht konnte aber eine solche minimale Stärkebildung auf indirectem Wege sichtbar gemacht werden. Wenn ein stärkefreies Blatt in der atmosphärischen Luft dem Sonnenlichte ausgesetzt wird, so wird nach einiger Zeit ein wenig Stärke in den Chlorophyllkörnern entstanden sein. Nach bestimmten Zeitintervallen Theile eines solchen Blattes auf Stärke untersuchend, wird man also erfahren können, wann diese anfängt, sich zu zeigen, und wie sie sich langsam vermehrt.

Digitized by Google

Nun wäre es möglich, dass unter diesen Umständen die Stärke sich schon früher zeigen würde, wenn ein beliebiger, mit dem untersuchten Blatte organisch verbundener Pflanzentheil in einem Medium, viel reicher an Kohlensäure als die Atmosphäre, sich aufhielt. Wenn auch die den benachbarten Pflanzentheilen zugeführte Kohlensäure für sich keine sichtbare Stärkebildung in einem Blatte verursachen kann, so würde doch vielleicht auf diese Weise genug Stärke sich bilden können, um mit der in gewöhnlicher Luft entstehenden Stärke zusammen schon nach kürzerer Zeit eine sichtbare Reaction zu verursachen, als wenn das Blatt seine Kohlensäure ausschliesslich aus der Luft schöpfen müsste.

Die experimentelle Prüfung dieser Hypothese fand auf folgende Art statt (vierte Versuchsreihe).

Ein abgeschnittenes und stärkefreies Blatt wurde der Länge nach halbirt. Die eine Hälfte blieb ganz in der freien Luft und wurde dem Sonnenlichte ausgesetzt. Die andere Hälfte, mit der Blattstiel und Mittelnerven in Verbindung gelassen waren, wurde mit ihrer Basis in einen Raum geführt, wo die Luft 5 % Kohlensäure enthielt. Die Spitze dieser Blatthälfte blieb dagegen in der freien Luft verweilen. Nach $^1/_4$, $^1/_2$ u. s. w. Stunden wurden die Spitzen beider Blatthälften auf Stärke untersucht.

Es fragte sich nun, ob je in der Spitze der Blatthälfte, deren Basis in kohlensäurereicher Luft war, sich Stärke zeigen würde, wenn die andere Hälfte noch gar keine enthielt.

Die Antwort war auch hier ohne Ausnahme eine negative; in beiden Blatthälften trat die Stärke gleichzeitig auf und vermehrte sich auch auf vollkommen gleiche Weise.

Es kann also die irgend einem Pflanzentheil im Ueberfluss zugeführte Kohlensäure die Stärkebildung eines benachbarten Blattes oder Blattheiles, in der freien Luft, nie beschleunigen, ebensowenig wie diese Kohlensäure für sich Stärkebildung veranlassen kann.

Schliesslich schien es mir nicht unwichtig, sei es auch nur zur Bestätigung meiner Resultate, noch ein Paar Versuche mit bewurzelten Pflanzen anzustellen, deren Blätter sich in der freien Luft befanden (fünfte Versuchsreihe).

Dazu wurde ein Theil eines stärkefreien Blattes abgeschnitten. Der andere Theil blieb mit der in humusreicher Erde eingewurzelten Pflanze in Verbindung. Beide Theile wurden wieder gleichzeitig dem Lichte ausgesetzt und nach bestimmten Zeitintervallen Stückchen auf Stärke untersucht. Wie zu erwarten war, zeigte sich auch jetzt die Reaction wie in dem mit der Wurzel verbundenen Blattheile, bevor dies im abgeschnittenen Theile der Fall war; in beiden entstand und vermehrte sich die Stärke gleichzeitig. Nach allem Vorhergehenden können wir also die im Anfang gestellte Frage als gelöst betrachten und zwar im negativen Sinne.

Digitized by Google

Schliesslich will ich in kurzen Zügen eine Uebersicht geben von der Einrichtung der Versuche, die ich angestellt habe, und deren Zweck ich oben beschrieb. Wie ich dort schon angab, bilden sie fünf verschiedene Reihen. Für die ausführliche Beschreibung auch der einzelnen Versuche verweise ich auf meine ausführliche Abhandlung.

Erste Versuchsreihe.

Zu diesen Versuchen benutzte ich Porzellanschüsselchen, die ringsum von einem aufstehenden Rande versehen waren und in der Mitte ein rundes Loch hatten, das von einem ebensolchen Rande umgeben war. Durch dieses Loch wurde ein Blatt geführt, das mit der Pflanze in Verbindung blieb, deren Wurzeln in einem Topfe mit humusreicher Erde verweilten. Der Blattstiel wurde in der Schüsselöffnung luftdicht befestigt. In das Schüsselchen wurde Kalilauge gegossen und dann eine tubulirte Glasglocke über das Blatt gestülpt. Die derart abgeschlossene Luft in der Glocke stand in Verbindung mit der Aussenluft durch ein Rohr, das mit in Kalilauge getränkten Bimsteinstückchen gefüllt war. Das Blatt war also in einem kohlensäurefreien Raume, die Wurzel dagegen in humusreicher Erde. Daneben befand sich stets eine Controlpflanze in demselben Apparate, aber hier war die Glocke durch Wasser abgesperrt und ihr Inhalt war durch ein offenes Rohr direct mit der atmosphärischen Luft in Verbindung. Oft war noch ein zweites Controlblatt zugegen, das ganz ohne allen Apparat in der freien Luft verweilte.

Nach bestimmten Zeitintervallen wurden Blattstückchen auf Stärke untersucht. Waren die Blätter beim Anfang des Versuchs stärkefrei, so blieb das Blatt im kohlensäurefreien Raum stärkefrei, auch wenn der Versuch bis acht Tage dauerte. Die Controlblätter bildeten natürlich recht bald Stärke im grossen Ueberflusse.

Wenn dagegen das über Kalilauge befindliche Blatt beim Anfang des Versuchs mit Stärke gefüllt war, so sah man diese auch im hellen Lichte bald verschwinden, ja ungefähr ebenso rasch, als wenn man die Pflanze in einen dunklen Raum gestellt hätte.

Die Versuche wurden gemacht mit Blättern von Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo, Tropaeolum nanum und Beta vulgaris var. saccharifera.

Diese Versuchsreihe führt also zu dem Schlusse, dass in einem fortwährend kohlensäurefreien Raum die Blätter nie sichtbar Stärke bilden, ja dass selbst die schon vorhandene Stärke verschwindet, auch wenn diese Blätter mit der Pflanze verbunden bleiben und deren Wurzeln sich in humusreicher Gartenerde befinden.

Zweite Versuchsreihe.

Hier verwendete ich stärkefrei gemachte Blätter monocotyler Wasserpflanzen (Typha latifolia, Typha stenophylla und Sparganium ramosum).

Digitized by Google

Ein solches bandförmiges Blattstück wurde durch den Tubulus einer calibrirten Glasglocke geführt und darin vermittelst eines halbirten Korkes luftdicht befestigt, so dass der untere (basale) Blatttheil sich in der Glocke befand. Diese war durch Wasser abgesperrt und im Korke war zugleich ein Rohr befestigt, wodurch Kohlensäure eingeleitet werden konnte. Der mittlere und kleinste Theil des Blattes blieb in der freien Luft, wurde aber von einer Umhüllung verfinstert. Der obere (apicale) Blatttheil dagegen wurde auf dieselbe Weise wie der untere in eine Glocke geführt, die aber selbstverständlich mit dem Tubulus nach unten gekehrt war. Die nun oben liegende Oeffnung dieser Glocke wurde von einer Glasplatte mittelst Fett luftdicht verschlossen.

Der Luft der unteren Glocke wurde nun 5 % Kohlensäure zugefügt; in der oberen Glocke befand sich ein Schälchen mit starker Kalilauge. Der untere Blatttheil war also in einer sehr kohlensäurereichen Atmosphäre, der mittlere in der freien Luft, der obere Theil aber im kohlensäurefreien Raum. Nach einem oder zwei Tagen wurden die drei Theile auf Stärke untersucht. Diese zeigte sich stets reichlich im unteren Blattstücke, aber im oberen Theile fehlte sie ohne Ausnahme vollkommen; ebenso natürlich im verfinstert gewesenen mittleren Theile.

Es kann also ein Blattstück in einem fortwährend kohlensäurefreien Raum nie sichtbar Stärke bilden, auch wenn der untere Theil desselben Blattes in Luft mit 5 % Kohlensäure verweilt und zwischen beiden ein kleiner Theil der freien Luft ausgesetzt ist.

Dritte Versuchsreihe.

In dieser Versuchsreihe war es mein Zweck, zwischen dem kohlensäurefreien und dem kohlensäurereichen Raum keinen Theil des Blattes der freien Luft ausgesetzt zu lassen. Auf diese Weise wollte ich es unmöglich machen, dass die Kohlensäure auf ihrem Wege zum kohlensäurefreien Raum vielleicht zum grössten Theil in die freie Luft hinausdiffundirte. Die Versuche nahm ich vor mit stärkefreien Blättern von Cucurbita Pepo, Vitis vinifera, Cercis siliquastrum, Viola suavis, Polygonum bistorta und Trifolium pratense.

Zwei gleichgrosse Krystallisirschälchen wurden mit den genau passenden, abgeschliffenen Rändern aufeinander gestellt. Das Blatt wurde zwischen diese Ränder gelegt, so dass die Spitze sich in dem von den Schälchen gebildeten Raum befand, die Blattbasis, der Blattstiel und oft ein Theil des Stengels aber ausserhalb dieses Raumes blieben. Der Verschluss fand mittelst Talg statt, wobei ich mich natürlich immer überzeugte, dass die Blätter am Ende des Versuchs nicht im Mindesten davon gelitten hatten. In dem unteren Schälchen war Kalilauge.

Dieser ganze Apparat wurde unter eine calibrirte Glasglocke gestellt. Diese war durch Wasser abgesperrt, und der in ihr enthaltenen Luft

Digitized by Google

wurde durch ein Glasrohr ungefähr 5 % Kohlensäure zugesetzt. Blattbasis und Stiel verweilten also in dieser Luft, indem die Blattspitze in kohlensäurefreier Umgebung war. Nach 5 bis 8 Stunden wurden sowohl Spitze als Basis des Blattes auf Stärke untersucht; die erstere war stets ganz stärkefrei geblieben, indem die Basis in allen Versuchen natürlich ganz voll Stärke war. Wir schliessen also: ein Blattstück kann in einem kohlensäurefreien Raum nie sichtbar Stärke bilden, wenn auch der unmittelbar angrenzende Blatttheil sich in Luft mit 5 % Kohlensäure befindet, ohne dass zwischen beiden Theilen die Luft ihre Einwirkung auf das Blatt ausüben kann.

Vierte Versuchsreihe.

Zu diesen Versuchen benutzte ich stärkefreie, der Länge nach halbirte Blätter von Cercis siliquastrum, Valeriana Phu, Bergenia bifolia, Polygonum bistorta und Phaseolus nanus.

Eine tubulirte und calibrirte Glasglocke wurde umgekehrt und mit dem Tubulus in Wasser gestellt. Die weite, jetzt oben liegende Oeffnung der Glocke wurde vermittelst einer Glasplatte und Talg luftdicht verschlossen. Zwischen Glasplatte und Glockenrand, von Talg umgeben, befand sich die eine Blatthälfte und zwar so, dass ihre Spitze in die freie Luft ausragte, ihre Basis mit dem Blattstiele aber in der Glocke verweilte. Oben auf die Glasplatte wurde die andere Hälfte desselben Blattes gelegt, die demnach ganz in der freien Luft war. In die Luft der Glocke wurde nun durch ein Rohr etwa 5 % Kohlensäure geführt. Die Basis der einen Blatthälfte konnte also über sehr viel Kohlensäure verfügen. Der Apparat wurde nun dem Lichte ausgesetzt und nach $^1/_4$, $^1/_2$ u. s. w. Stunde wurden Theile der Spitzen beider Blatthälften auf Stärke untersucht. Als Resultat ergab sich, dass in beiden Blatthälften die Stärke ganz gleichzeitig sich zu zeigen anfing und sich auf vollkommen gleiche Weise vermehrte.

Diese Versuche lehrten also, dass ein sehr hoher Kohlensäuregehalt der Luft, die Blattbasis und Blattstiel umgibt, nie die Stärkebildung der Blattspitze in der freien Luft sichtbar beschleunigen kann.

Fünfte Versuchsreihe.

Das stärkefreie Blatt einer in humusreicher Gartenerde gewurzelten Pflanze (Valeriana Phu, Trifolium pratense, Cucurbita Pepo, Phaseolus nanus) wurde der Länge nach halbirt, so dass die eine Hälfte mit Stengel und Wurzel in Verbindung blieb. Beide Hälften wurden dann neben einander auf einer Glasplatte dem Lichte ausgesetzt.

Indem ich wieder nach $^1/_4$, $^1/_2$ u. s. w. Stunden untersuchte, fragte es sich, ob der mit der Wurzel verbunden gebliebene Blatttheil schon früher Stärke zeigen würde, als der von der Pflanze getrennte, der

Digitized by Google

sich unmittelbar daneben befand. Auch hier zeigte und vermehrte sich die Stärke in beiden Blatthälften gleichzeitig.

Es kann also die Kohlensäure, welche die Wurzel in humusreicher Erde vorfindet, die Stärkebildung der Blätter in der freien Luft nicht sichtbar beschleunigen.

Die Resultate dieser Untersuchung fasse ich nun in folgende Sätze zusammen:

1. Die Kohlensäure, die einem beliebigen ober- oder unterirdischen Pflanzentheil in Ueberfluss zur Verfügung steht, kann in einem mit diesem Theile verbundenen Blatte oder Blattstücke, das sich im kohlensäurefreien Raume aufhält, nie zur sichtbaren Stärkebildung Veranlassung geben.
2. Die Kohlensäure, die einem beliebigen Pflanzentheile in Ueberfluss zur Verfügung steht, kann in einem mit ihm verbundenen Blatte oder Blattstücke die in der freien Luft ohnehin stattfindende Stärkebildung nicht sichtbar beschleunigen.
3. Die im Boden der Wurzel zur Verfügung stehende Kohlensäure kann in den Blättern derselben Pflanze weder im kohlensäurefreien Raum eine sichtbare Stärkebildung veranlassen, noch die in der freien Luft stattfindende Stärkebildung sichtbar beschleunigen.

Digitized by Google

V.

The Influence of Light upon the Growth of Leaves.

By

Sydney H. Vines,

B. A., Cantab.

The observations of SACHS [1] upon the growth of internodes have shewn that it presents a certain daily periodicity, which he ascribes to the alternation of day and night. An examination of the curves which he gives shews that the maximum of growth usually occurs between six and nine in the morning, the minimum between three and six in the afternoon. If a correction for temperature be made by means of SACHS' formula $\frac{x}{t-n}$ (where x is the amount of increase in length during any given time, t the temperature, and n a number which increases from nothing to a little less than the smallest t), the occurrence of the maxima of the various curves in the morning and of the minima in the afternoon is rendered

1) Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Heft II. 1873.

2) Note on SACHS' formula. As the true significance of this formula is frequently misunderstood (see, for instance, STEBLER in Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XI. Heft 1. 1877), it may be well to append a short explanation.

The object of it is merely to eliminate all variations of growth which are produced by variations in temperature, and by this means to obtain a curve which represents more accurately the effect produced by the action of light upon growth.

Assuming that the increase in rapidity of growth is proportional to the rise of temperature, the expression $\frac{x}{t}$ would represent the amount of increase in rapidity for each degree of temperature (where x is the amount of increase in length in a unit of time, and t the temperature). This, however, would be incorrect, for growth does not commence at 0° C., but at a temperature of several degrees. In order therefore to ascertain the true value of the increased rapidity of growth due to each degree of temperature, the temperature must be calculated form that at which the growth of the plant begins. Taking m to represent this minimum temperature, the expression $\frac{x}{t}$ becomes $\frac{x}{t-m}$. The minimum temperature at which growth can take place in any particular plant, has not always been determined experimentally. A minimum temperature must therefore be assumed, and that one is selected which most effectually removes from the curve of growth the inequalities due to variations of temperature.

An example may perhaps serve to make this explanation clearer.

An internode grows 4 mm in an hour, in the dark the temperature being 20° C.

Digitized by Google

more uniform. SACHS explains these phenomena by ascribing the decrease in the rapidity of growth which immediately succeeds the attainment of the maximum to the action of the increasing light, and by regarding the increase which follows the occurrence of the minimum as being due to the gradual diminution of this retarding action. It must be noticed, that the maximum does not fall within the period of darkness, and that the minimum does not occur at the time, when the light is most intense. For the maximum is attained some time after dawn, the minimum toward sunset. The explanation given of this is, that the action of light upon the growth of plants is a gradual one; its effect in producing retardation is slowly manifested, and as slowly disappears. Hence the minimum of growth occurs in the afternoon after that daylight has acted upon the growing cells for several hours, and as the retarding influence gradually diminishes so does the rapidity of growth increase, until it reaches its maximum shortly after dawn, when the action of light begins again to make itself felt.

A daily periodicity has been observed by PRANTL[1] to occur in the growth of the leaves of Dicotyledonous plants. A comparison of his curve 1 with curves 5 and 6 of SACHS shews that they are very similar, and at once suggests, that the growth of these leaves is influenced by the action of light in the same way as that of internodes. PRANTL's experiments, in which he varied the time of exposure to light, the results of which are given in his curves 2, 3 and 4, prove conclusively, that this suggestion is correct.

The same periodicity has been found by STREHL[2] to occur in the

---

When exposed to the light, it also grows 4 mm in an hour, the temperature being 22°. — In order to find the true value of the retarding effect exercised by light upon its growth, it is evidently necessary to estimate the effects due to the rise of temperature.

Here, $x = 4$, $t = 20$, and $m =$ any number between 0 and 20; say $m = 10$;

then $\frac{x}{t-m} = \frac{4}{20-10} = 0.4$, that is the uniform acceleration of growth due to each degree of temperature.

In the second case, $x = 4$, $t = 22$ and $m = 10$,

$$\text{then } \frac{x}{t-m} = \frac{4}{22-10} = \frac{4}{12} = 0.3.$$

Here the uniform acceleration for each degree of temperature is 0.1 less than in the preceding case and this represents the value of the retarding action of light.

This formula is empirical in so far that the increase of rapidity of growth has not been proved to be accurately proportional to the rise of temperature, and further, in that a value for m has to be assumed. Its value, as a means of eliminating variations due to changes of temperature, cannot be doubted, as a comparison of the observed and calculated curves on SACHS' Plate VII will shew.

1) Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Heft III. 1878.

2) Unters. üb. Längenwachsthum der Wurzeln. Diss. Leipzig 1874.

Digitized by Google

growth of roots — and he accounts for it by means of the foregoing explanation.

There exists then a mass of facts relating to the growth of vegetable organs, the whole of which can be explained by the theory that growth is gradually retarded by the action of light. Nevertheless, the daily periodicity exhibited by the growth of leaves, more particularly those of Monocotyledons, has received another explanation. In a paper recently published STEBLER[1]) argues that the periodicity observable in the growth of leaves is due to the action of light only in so far as this action affects the process of assimilation, or as he puts it, the maximum rapidity of growth occurs during daylight whilst assimilation is most active, and the minimum occurs when assimilation is no longer taking place.

In examining the correctness of STEBLER's conclusions, it will be well to enquire what are the premises upon which his reasoning is founded, and what experimental evidence exists which would warrant their acceptance as general principles.

The conclusion arrived at by STEBLER, which has been quoted above, suggests that the growth of leaves is immediately dependent upon the products of their own assimilation. This idea is by no means a new one. It appears to have suggested itself originally to DE SAUSSURE[2]). In one experiment he grew peas in a closed space over quicklime and found that, when the apparatus was exposed to sunlight, the plants died on about the fifth or sixth day, and that the air in the receiver contained only 16 % of oxygen and apparently no carbonic acid at the close of the experiment. When, on the other hand, a similar apparatus was kept in the shade, the plants grew and each gained, on an average, 371 milligrs in weight in the ten days during which the experiment lasted, and the air in the receiver contained, at the close of the experiment, 3 % carbonic acid. From this, and from other similar experiments, he concluded, that the presence of carbonic acid gas, or rather the decomposition of it, is necessary to the growth of the green parts of plants when exposed to sunlight, for they die, when this gas is removed.

Quite recently DE SAUSSURE's experiments have been repeated by CORENWINDER[3]). From the first series of his experiments, performed in 1869, he arrived at the same conclusion as DE SAUSSURE, namely, that the leaves of plants, in order to live, must absorb carbonic acid from without. A subsequent series of experiments, however, performed three years later, in a somewhat different manner, yielded quite opposite results. In these latter experiments he used branches of trees of considerable size

1) Ueb. das Blattwachsthum. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XI. Heft I. 1877.)

2) Recherches chim. sur la végétation, deutsch von VOIGT, p. 31 ff.

3) Comptes rendus. 1876.

Digitized by Google

and bearing many other branches which were well supplied with leaves. Such a branch was secured in a glass receiver filled with air which had previously passed through a solution of caustic potash. Under these circumstances the leaves borne by this branch were by no means arrested in their development. On the contrary, the more favourable temperature within the receiver so assisted their growth, that, at the end of the experiment, they were more fully developed than those which had grown in the open air. From these observations Corenwinder concludes that leaves are able to assimilate not only the carbonic acid which they obtain directly from the air, but also the carbonic acid which reaches them from the tissues of the plant. In support of this view he quotes an experiment of De Saussure, in which a leafy branch, still in connection with the tree, was enclosed in a receiver full of air containing no carbonic acid. At the end of the experiment it was found that the percentage of oxygen in the air within the receiver was perceptibly higher than in ordinary air.

These facts, however, cannot be regarded as affording sufficient evidence to substantiate the statement that leaves do actually assimilate the carbonic acid which is evolved by their own tissues or which is obtained from other parts of the plant. The experiments of Moll [1] tend to prove that the contrary is the case. He finds that neither a leaf nor a part of a leaf, when in an atmosphere containing no CO_2, can form starch in visible quantity, although other parts of the plant, subaërial or subterranean, are surrounded by CO_2 in abundance. It is true that the starch, which makes its appearance in chlorophyll-grains, is only the excess of the products of assimilation [2], and it may perhaps be assumed that, in Moll's experiments, assimilation actually occurred, although it never produced such a quantity of carbohydrates, in excess of the demands of the growing parts of the plant, that a deposition of starch in the chlorophyll-grains of the leaves could take place. Such an assumption is clearly improbable, for the amount of CO_2 supplied to those parts of the plant which were not under observation, was so large that, had it penetrated through the tissues to the chlorophyll-grains of the leaf which was in an atmosphere derived of CO_2, it would most probably have given rise to the formation of starch within them. It is probably more correct to assume that the growth of the leaves in air deprived of its carbonic acid went on at the expense of nutritious substances conveyed from other parts of the plant to the growing cells, just in the same way as the growth of the stem is supported by material drawn either from the organs, which are the storehouses, or from those which are the factories of the plastic substances.

---

1) Ueber den Ursprung des Kohlenstoffs der Pflanzen. (Landw. Jahrb. 1877.)

2) Godlewski in Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Heft III, p. 343.

Digitized by Google

Recently this view of DE SAUSSURE's, which has just been discussed, has been revived by KRAUS[1]). His statement of it is 1) that young leaves, so soon as they are exposed to light, develope chlorophyll-grains, in which starch is at once formed by assimilation, and 2) that it is at the expense of this starch that the young leaf grows. The observations upon which this statement is based consist of comparative measurements of the length and breadth of normal and of etiolated leaves in different stages of their growth, as well as of measurements of their histological elements. — Commencing soon after the first appearance of the leaves when they are nearly equal in size, these measurements shew that the growth of the normal exceeds that of the etiolated leaves, so that in a few days the former are more than twice as large as the latter. The microscopical measurements shew, as might be expected, that the size of the histological elements of the normal leaves is greater than that of the elements of the etiolated leaves, and also that the total thickness of the former is greater than that of the latter. Tests for the presence of starch shew that the starch, which first makes its appearance in a young normal leaf, is a product of assimilation, and that it has not been conveyed from other parts of the plant, for 1) starch is not to be found in a very young leaf, 2) when it can be detected, it occurs in the chlorophyll-grains of the mesophyll, more especially toward the margins of the leaf, and first of all in the spongy parenchyma of the lower surface, and 3) the cells forming the sheaths of the fibrovascular bundles contain very small quantities of starch which increase as the leaves develope and expand to the light.

These facts are doubtless well-established, but they simply confirm the a priori ideas which would naturally be formed with reference to the development of leaves from the bud, and they are insufficient to justify the second clause of KRAUS' statement. It may be readily admitted that the starch which makes its appearance in leaves shortly after their emergence from the bud is a product of assimilation and that it has not been conveyed from other parts of the plant, for it is perfectly natural that as soon as the young leaves are under conditions in which assimilation is possible, they should at once begin to perform this function, and that starch should therefore make its appearance in the chlorophyll-grains; but there is no ground for the assumption that the further growth of these young leaves is simply and only dependent upon the starch which they themselves produce.

There are already facts on record which shew that leaves are capable of growth whilst they are not assimilating. KRAUS himself quotes a

1) Ueber die Ursache der Formveränderung etiolirter Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. 1869.)

Digitized by Google

paper by SACHS on the subject of etiolation[1]) in which it is shewn that the excessive elongation of the stem and the smallness of the leaves of etiolated plants are very general, but by no means universal phenomena. For example, the leaves of many Monocotyledons (Tulipa Gesneriana, Iris pumila, Allium Cepa) attain in the dark a greater length than when grown in the light, although they are not so broad; and the leaves of certain Dicotyledons (e. g. Beta) become nearly as large when growing in the dark as when growing in the light. It cannot be denied, therefore, that here are instances of the growth of leaves when it was impossible for them to assimilate.

The theory of the »self-nutrition« of leaves has already met with considerable opposition. BATALIN[2]), from his experiments upon etiolated plants, concludes that the young leaves develope at the expense of the nutriment stored up in the seed, and that it is only when this is exhausted that their further growth becomes dependent upon the products of their own assimilation. GODLEWSKI[3]) infers from his investigations of the relation existing between the formation of starch in the chlorophyll-grains and the proportion of Co_2 present in the air, that the modifications of form observable in etiolated plants are not due to the suppression of the process of assimilation. More recently this subject has been studied by RAUWENHOFF[4]). He finds that leaves are not capable of nourishing themselves immediately after their escape from the bud, and he points out that etiolated leaves are not strictly comparable with those which are just emerging from the bud, as KRAUS suggests, for they are much larger, and their tissues are more highly differentiated.

I may now speak of my own experiments with reference to this subject. The various experiments of KRAUS and others (with the exception of those of GODLEWSKI) upon which the different views abovementioned are founded are directed to one side of the question only. Darkness is certainly a means of arresting assimilation, but it is not the only means, and further, a plant kept in the dark is not only prevented from assimilating, but a disturbing element is introduced into many other processes such as transpiration etc., the effect of which cannot be eliminated in the estimation of the results produced[5]). It is therefore unjustifiable to assert that the many differences which exist between the leaves of a plant which has been kept in the dark and those of a similar plant

1) Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entstehung verschiedener Pflanzenorgane. Bot. Zeit. 1863.

2) Bot. Zeitg. Oct. 1871.

3) Flora. 1873. p. 383.

4) Over de Oorzaken der abnormale Vormen van in het donker groeiende Planten. Amsterdam 1877.

5) See following paper on Influence of Light on the growth of unicellular organs.

Digitized by Google

grown under normal conditions are to be attributed entirely to the suppression of the assimilation of the former.

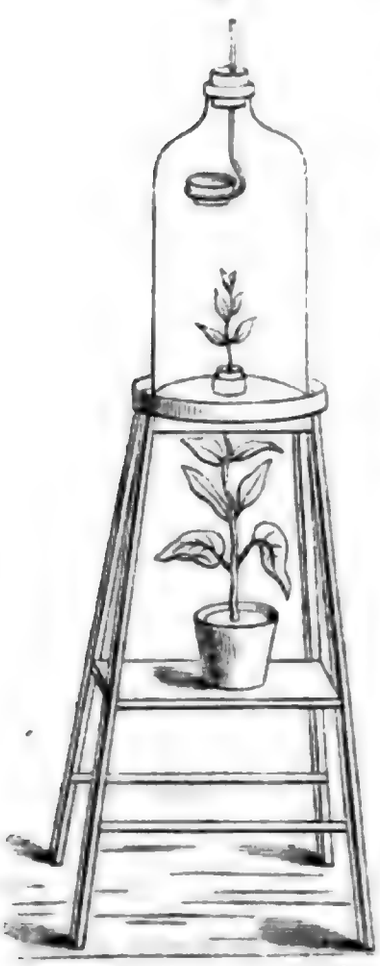
To the performance of the function of assimilation three principal conditions are essential, viz 1) the presence of light, or more accurately, of the less highly refrangible rays of the spectrum; 2) the presence of carbonic acid in the air, and 3) the presence of chlorophyll in the leaves. It is possible, therefore, to investigate the effect produced upon leaves by the cessation of their functional activity, by no less than four methods; 1) the plants may be kept in the dark, as in experiments of KRAUS, and their assimilation thus prevented. This end would be equally attained, if 2) the plants were exposed to a pure blue light, or if 3) all carbonic acid were removed from the air by which the plant is surrounded, as in GODLEWSKI's experiments; or if 4) the formation of chlorophyll were prevented.

The value of the first of these four methods has already been discussed, and, as the results were found to be unsatisfactory, it was not used. The following results were obtained by the last three methods.

I. Growth of leaves in blue light.

In availing myself of this method, I made use of the arrangement represented in Fig. 1. — It consists of a light wooden stand upon which a large earthenware saucer is placed, having in the centre a tubulated opening. The plant stands on a stage beneath the saucer, and the growing end of the stem, or of a branch, is passed through the opening in the saucer, and is fixed by means of a split cork. Upon the saucer a large double-walled bell jar is placed, the space between its walls containing a strong ammoniacal solution of copper oxide. This layer of fluid, when tested with the spectroscope, is found to allow only the blue, indigo and violet rays to pass.

Fig. 1.



The following plants were used in these experiments: Ampelopsis quinquefolia, Gronovia scandens, Phaseolus multiflorus, Cucurbita pepo, Zea Mais, Tropaeolum nanum, and in all cases the same results were obtained. It will suffice, therefore, to cite a single example.

The extremity of a branch of Ampelopsis quinquefolia was introduced into the bell jar on June 23, and it was removed on June 29. When the experiment commenced, the portion of the branch within the bell-jar

Digitized by Google

bore no leaves, but at the conclusion, it possessed six normal leaves and six tendrils. The length of the largest segment of the largest leaf was five centimètres. A careful examination of these leaves shewed that no starch could be detected in their cells by means of the well-known method with alcohol, potash, and solution of iodine, excepting only in the guard-cells of the stomata, whereas starch existed abundantly in the mesophyll of a leaf which had not been covered by the bell-jar.

These experiments prove that leaves can be developed and can grow under circumstances which prevent assimilation, if it be admitted that the blue, indigo, and violet rays are incapable of causing assimilation. The experiments of Sachs[1]) however, shew that although this function is almost entirely suppressed when the plant is exposed to blue light, yet it continues to some extent. This is confirmed by the observations of Kraus on Spirogyra[2]), Funaria, and Elodea. It will be at once suggested by those who hold the theory of »self-nutrition« of leaves, that in my experiments assimilation must have occurred just sufficiently to provide for the nutrition of the growing tissues, so that there was no formation of an excess of carbohydrates which might be deposited in the chlorophyll-grains in the form of starch. This explanation is evidently strained, for it is highly improbable that the amount of carbohydrates thus produced would suffice to support the growth which took place in these leaves. It is more natural to conclude that the amount of assimilation which took place was so trifling as scarcely to merit consideration, and that the material necessary for the growth of the leaves was obtained from other parts of the plant, as is the case in these leaves which attain a considerable size when growing in complete darkness.

II. Growth of plants in air containing no CO_2.

In these experiments I used seedlings as well as mature plants. In the first series the method was as follows. Seeds of Cucurbita pepo were sown in a mixture of sand and mould, and, after germination, the young plants were allowed to grow until the hypocotyledonary portion of the stem had attained a length of two or three inches, and the cotyledons had become green. The most vigorous one was then selected and cut off at the level of the earth. Its stem was then placed in a small glass containing a dilute solution of potassium nitrate, the glass was set on a saucer containing concentrated solution of caustic potash, and the whole

Fig. 2.

1) Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 27.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. VII. 1869—70.

Digitized by Google

covered with a tubulated bell-jar closed by a cork (Fig. 2). From the cork a watch-glass was suspended by means of a wire, and it was possible to introduce, through a perforation in the cork which could be opened or closed at pleasure, a small quantity of baryta-water into the watch-glass, to serve as a test of the absence or presence of carbonic acid in the air.

From a great number of experiments performed in this way I select the following as an example.

June 22. A young plant of Cucurbita pepo (1) was placed over potash as above described, and a similar plant (2) was placed under a bell-jar over water. Both were removed and measured on June 29. (cotyledons)

	June 22		June 29	
	length	breadth	length	breadth
No. 1	3.15 cm	1.9 cm	4.4 cm	2.5 cm
No. 2	3.0 cm	1.8 cm	4.8 cm	2.5 cm

No. 1: contained starch in guard-cells of stomata, and in sheath cells of fibro-vascular bundles only.

No. 2: the cells of the spongy parenchyma contained numerous starch grains.

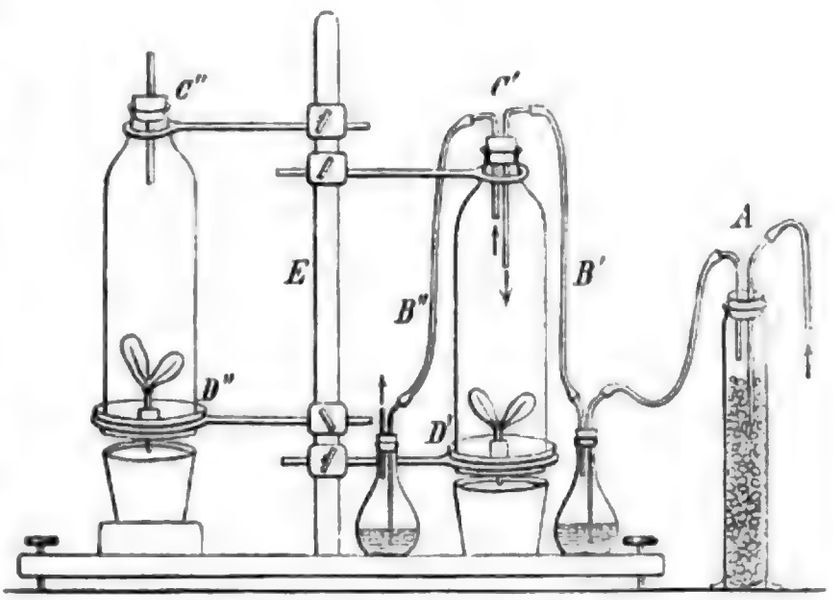
This experiment affords distinct evidence of the growth of the cotyledons in the absence of assimilation. The only possible source of error is that the air may not have been absolutely free from carbonic acid. By means of the baryta-water test I found that during the night a sufficient quantity of CO_2 generally remained unabsorbed by the potash to cause a slight cloudiness in the baryta-water by the following morning, but the total precipitate of barium carbonate produced after an exposure of two or three days within the bell-jar was less than that produced by an exposure of a few minutes to ordinary air. It is evident that the amount of carbonic acid left unabsorbed was quite inadequate to provide the amount of carbon necessary for the amount of organic substance which would correspond to the growth which took place.

In order to avoid this source of error I made another series of experiments with the apparatus shewn in Fig. 3. It consists of a stout wooden stand, with a thick metal rod, *E*, upon which four supporting rings can slide. Upon the lower pair of these rings two small perforated saucers, similar to the one previously described, are supported (*d′ d″*). Through the aperture of each of these saucers the cotyledons of a seedling are passed, and the stem is fastened by means of a split cork and some soft wax, the roots of the plant remaining in the pot below the saucer.

Digitized by Google

Into the one saucer, d', a strong solution of potash is poured, and into the other, water. Each of the plants thus arranged is covered with a bell-jar (c', c'',) which is firmly fixed in its position by one of the upper pair of rings which slide on the rod. Through the cork of the bell-jar c'' passes a tube which allows free communication between the external air and the interior of the bell-jar. Two tubes pass through the cork of the other bell-jar, c', each of which is connected by means of an india-rubber-tube, with a wash-bottle containing lime-water (b', b''). The wash-bottle b'' communicates with the air by the shorter of the two tubes which enter it, but the wash-bottle b'' is in connection with a large tube A filled with pumice-stone soaked with concentrated solution of potash, and the tube A is connected with an aspirator which is not shewn in the drawing. The aspirator is so arranged that, when it is in action, air is not drawn through the apparatus into the aspirator, but it is forced from the aspirator into the apparatus. By this means any possible entrance of air at the weak point of the apparatus, that is, at the place where the stem of the plant is fixed in the opening of the saucer, is effectually prevented, for, when air is being passed through it, the pressure within the apparatus is slightly greater than that of the atmosphere.

Fig. 3.



In the course of the experiments the aspirator was not kept constantly in action, but it was used regularly every morning before the plant was exposed to light, in order to remove all the carbonic acid which had been evolved during the night and which had remained unabsorbed, and it also allowed to run two or three times during the day.

The air forced into the apparatus from the aspirator had to pass over the pumice-stone soaked with solution of potash contained in the tube A, and, in order to test its freedom from carbonic acid, it had to bubble up through the lime-water contained in the wash-bottle b'. In all the experiments thus performed I never perceived the least precipitate in this wash-bottle, so that the air which reached the bell-jar c' could not have contained any carbonic acid. The air which was forced out of the bell-jar c' was conveyed to the surface of the lime-water in the wash-bottle

Digitized by Google

b''. Occasionally in the morning, when the aspirator was in action, a slight cloudiness became perceptible in the lime-water contained in *b''*, but it was so slight that the solution of potash under the bell-jar *c'* may be considered to have effectually removed the carbonic acid evolved by the plant.

The apparatus was placed close to a window, but it was never exposed to direct sunlight. A mirror was fixed behind it so as to strengthen the light, and to prevent any heliotropic curvature of the plants under observation.

In these experiments I used seedlings of Ricinus communis, Phaseolus multiflorus, Cucurbita pepo, and of Zea mais.

The following may serve as an illustration of the results obtained.

May 22. Two young plants of Phaseolus multiflorus.

No. 1: placed over potash (bell-jar *c'*).
No. 2: placed over water (bell-jar *c''*).

	May 22		May 30	
	Length	Breadth	Length	Breadth
No. 1	6.8 cm	—	8.5 cm	3.0 cm
No. 2	4.8 cm	—	6.5 cm	2.5 cm

The length includes the petiole — the breadth could not be measured in the first instance, for the pinnæ were still folded together.

Each plant had also developed a young leaf in addition.

No. 1: contained starch in guard-cells of stomata only.
No. 2: contained starch abundantly in the mesophyll.

The third series of experiments was made with fully developed plants, a single growing branch being introduced into an atmosphere containing no carbonic acid, whilst the remainder of the plant was in the air. The arrangement was similar to that described in reference to the experiments with blue light (Fig. 1), but in this case the saucer was filled with strong solution of potash, and a simple bell-jar was used instead of one with double walls. The freedom of the air from carbonic acid was tested, as before, by means of baryta-water with the same results.

The plants used were Cardiospermum halicacabum, Dolichodeira tubiflora, Helianthus annuus.

With the first-named plant I obtained the following results, and those obtained with the others were quite similar.

The terminal bud of the stem was introduced into the bell-jar over potash on June 23., and was removed on June 29. Within the six days it had developed three perfectly normal leaves and three tendrils.

An examination for starch shewed that it existed only in the guard-

Digitized by Google

cells of the stomata and in the sheath-cells of the fibro-vascular bundles. A leaf taken from another part of the plant contained starch abundantly in its mesophyll.

These three series of experiments together form a body of evidence which justifies the assertion that leaves can grow, whilst they are not performing the function of assimilation, so long as they are supplied with plastic material derived from other parts of the plant.

III. Growth of leaves without chlorophyll.

There are three methods by means of which the formation of chlorophyll in leaves can be prevented–viz, 1) by keeping the plant in darkness, 2) by lowering the temperature, 3) by withdrawing from it all supplies of iron.

The first of these three methods is that which is most frequently used when it is desired to obtain plants which contain no chlorophyll.

Plants grown in darkness, however, do not merely differ from normal plants in that they possess no chlorophyll, but as has already been pointed out, many other important modifications of structure and function are effected by prolonged absence of light, all of which, together with the absence of chlorophyll, are expressed by the word »etiolation«. The object of this series of experiments was to observe the growth of plants containing no chlorophyll, but differing as little as possible, in other respects, from normal plants. This method, therefore, could not be used.

The second method[1]) may frequently be seen to be in active operation in nature. It is a common occurrence that the leaves of plants which require a tolerably high temperature, such as Zea mais, Cucurbita Pepo, Phaseolus multiflorus etc., are not green in the early spring, but have a pale yellow colour. These leaves appear to differ from the green leaves only in that they contain no chlorophyll, in size and in other respects they closely resemble them. This method is not a convenient one, and therefore I have not availed myself of it. I have said enough, however, to shew that it affords evidence of the growth of leaves which are incapable of assimilating.

The third method is that which I have adopted. I sowed seeds of Zea mais and of Secale cereale in damp sawdust, and after germination the young plants were removed and fixed, by means of perforated corks in glass vessels, in such a way, that their roots were immersed in the fluid which the vessels contained. The fluid had the following composition.

---

1) See Sachs: Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. Flora 1864.

Digitized by Google

Distilled water . . .	1000	grammes.
Potassium nitrate . .	1	»
Calcium sulphate . .	0.5	»
Magnesium sulphate .	0.5	»

and a trace of calcium phosphate.

After having grown for a few days under these conditions, the leaves of the young plants, though perfectly vigorous, began to assume a yellow colour. A small quantity of ferrous sulphate was then added to the liquid contained in some of the vessels, and the leaves of the plants growing in those vessels rapidly assumed their normal green colour. When the plants had grown for a week in the glass vessels, the leaves of those which had grown in solutions containing no iron were of a pale yellow colour, and some were even white, but in every other respect they were similar to those of the plants which had grown in the solutions to which iron had been added.

This experiment is merely a repetition of a process which frequently occurs in nature. It is not an uncommon occurrence in gardens, that trees or shrubs turn yellow, become chlorotic, as it is termed, and it is well-known, from the observations of GRIS, father and son, of Sachs and of others, that this condition is a consequence of an insufficient supply of iron. That this is so is proved by the fact that the chlorosis can be removed by watering the plant with dilute solutions of iron salts. Here, then, are many instances of the growth of leaves under circumstances which prevent assimilation.

In concluding the discussion of this part of the subject, a brief summary of the results obtained may be given. It has been shewn,

1) that leaves can grow in blue light,
2) that they grow in an atmosphere containing no CO_2,
3) that they grow although they contain no chlorophyll.

Now it is admitted on all hands that for the performance of the function of assimilation the following conditions are necessary:

1) the presence of the less refrangible rays of the spectrum,
2) the presence of CO_2 in the surrounding medium,
3) the presence of chlorophyll in the assimilating organs.

In the foregoing experiments one or other of these conditions was left unfulfilled, and therefore the leaves did not assimilate. But it is undeniable that they grew. The obvious conclusion is that the theory of the »self-nutrition« of leaves is contradicted by experimental evidence.

Digitized by Google

It now remains to discuss STEBLER's views as to the cause of the periodicity observable in the growth of leaves. He says[1]), that the linear leaves of Monocotyledons with which he experimented exhibited such a daily periodicity, that the rapidity of growth always rose with increasing, and fell with diminishing intensity of light. The maximum of growth corresponded with the greatest intensity of light, and the minimum occurred shortly before daybreak. He explains these facts by regarding the process of assimilation as their cause, or as he states it, growth rises with increasing assimilation, and falls when assimilation diminishes. With reference to the growth of the leaves of Dicotyledons he says that the daily period is modified in such a way that, after the occurrence of the maximum of growth in the forenoon, a retardation takes place, so that the curve of growth gradually sinks, until the minimum is reached shortly before daybreak on the following morning. After dawn growth rapidly increases and attains its maximum in the forenoon. If the light be very intense, the maximum occurs earlier, if less intense, it occurs later. His explanation is that in the case of the leaves of Dicotyledons, the daily period is produced by assimilation as in the case of the leaves of Monocotyledons. The retardation which occurs in the course of the day after the maximum of growth has been attained, he ascribes to the influence of light.

It is evident that KRAUS' theory of the »self-nutrition« of leaves has afforded the stand-point from which STEBLER regards his observations. It has already been shewn that this theory is in contradiction to experimental evidence, and therefore any inferences which may have been drawn from it cease to be tenable. Still the question at issue, namely, whether or not the influences which produce the daily periodicity in the growth of leaves are different from those which produce a similar periodicity in the growth of other vegetable organs, is of such importance, that a closer examination of STEBLER's inferences is desirable.

In the first place, a careful analysis of his figures shews, that the coincidence of the maximum and minimum of growth with the maximum and minimum of assimilation is by no means so frequent an occurrence as might be supposed. The following tables, which include all his experiments upon plants under normal conditions, bring this out very clearly.

In drawing up these tables, the observations made upon one plant during one day are regarded as forming one experiment. The period of the greatest intensity of light is, in some cases, between 10 a. m. and 2 p. m., in others, between 9 a. m. and 3 p. m. This difference is due to the fact that in some of STEBLER's observations the measurements were made every four hours, in others, every three hours. Si-

1) loc. cit. p. 122.

Digitized by Google

milarly the expression »shortly before dawn« is regarding as including the time between 10 p. m. and 2 a. m., in some cases, and in others the time between 9 p. m. and 3 a. m.

The following table gives some information as to the occurence of the maxima in these observations.

	Actual numbers			Percentages		
	Before 10 a. m.	10—2	After 2 p. m.	Before 10 a. m.	10—2	After 2 p. m.
Secale cereale STEBLER's tables 5, 10, 11	21	37	17	28	49	23
Allium cepa Table 7	—	3	7	—	30	70
	Before 9 a. m.	9—3	After 3 p. m.	Before 9 a. m.	9—3	After 3 p. m.
Triticum vulg. Table 6	1	7	—	12.5	87.5	—
Allium cepa Table 8 *a*, *b*	—	7	1	—	87.5	12.5
	Before 10 a. m.	10—2	After 2 p. m.	Before 10 a. m.	10—2	After 2 p. m.
Cucurbita pepo Table 9	16	2	—	89	11	—

From these tables it appears that the number of cases in which the maximum fell within the prescribed limits stood in the following proportion to the number of cases in which it fell outside those limits. Since the number of experiments is so nearly 100, no percentages are calculated.

Totals.

	Before 9 - 10	9—3 10—2	After 2 - 3
Monocotyledons	22	54	25
Dicotyledons	16	2	—

The following tables give the results for the minima. From the same tables of STEBLER.

Digitized by Google

	Actual numbers			Percentages		
	Before 10	10—2	After 2 a. m.	Before 10 p. m.	10—2	After 2 a. m.
Secale	6	54	15	8	72	20
Allium	2	7	1	20	70	10
	Before 9 p. m.	9—3	After 3 a. m.	Before 9 p. m.	9—3	After 3 a. m.
Triticum	—	8	—	—	100	—
Allium	—	3	5	—	37.5	62.5
	Before 10 p. m.	10—2	After 2 a. m.	Before 10 p. m.	10—2	After 2 a. m.
Cucurbita	8	10	—	44	56	—

Totals.

	Before 9 p.m. - 10 -	9—3 10—2	After 2 a. m. - 3 -
Monocotyledons	8	72	21
Dicotyledons	8	10	—

These figures shew that, with regard to Monocotyledons, the occurrence of the maximum outside the assigned limits took place in about 47 per cent of the observations, and that of the minimum in about 29 per cent. With regard to Dicotyledons, the occurrence of the maximum outside the assigned limits took place in about 89 per cent of the observations, and that of the minimum in about 44 per cent.

Although in this analysis the utmost latitude has been allowed, yet the figures do not justify the significance which has been attached to them. The only indication that they give is, that the maximum of growth is attained, on the whole, somewhat earlier by Dicotyledonous than by Monocotyledonous plants. In order to account for this difference, Stebler suggests that it is due to the retarding action of light. He says that the daily periodicity observed in the growth of the leaves of the former group of plants is a function of assimilation modified by the retarding

Digitized by Google

action of light, whereas the daily periodicity observed in the leaves of the latter group of plants is exclusively a function of assimilation.

It is difficult to accept this explanation, for it is not evident why the leaves of Dicotyledonous plants should be held to be more sensitive to the retarding action of light than those of Monocotyledons. The observations of SACHS [1]) upon the development of etiolated leaves led him to conclude that those leaves which, under normal conditions, attain a considerable length in more or less complete darkness, in consequence of being invested by older leaves, become excessively elongated when etiolated. This is the case with the leaves of most Monocotyledons, and it cannot be denied, therefore, that the retarding action of light has an influence upon their growth.

Having established this fact, it is natural to infer, that the periodicity observed in the growth of the leaves of these plants is, to a great extent, produced by the retarding action of light. A comparison of the results obtained by SACHS, PRANTL and STEBLER will afford a means of testing the value of this suggestion.

It has already been mentioned that the periodicity of growth of internodes is attributed by SACHS to the retarding action of light, and that the occurrence of the maximum during the day and of the minimum in the evening or during the night, is due to the fact that this action of light does not make itself instantaneously manifest, and that it persists after the exposure to light has ceased. This view is supported by the observations of PRANTL upon the growth of the leaves of Dicotyledons. If the curves II, III, IV, V, VI given by STEBLER be compared with those given by SACHS and PRANTL, they will be found to differ principally therein, that the highest points of STEBLER's curves occur somewhat later in the day, and the lowest points farther on in the night, than the corresponding points in those of SACHS and PRANTL. This difference, however, offers no obstacle to the suggestion that they are susceptible of a common explanation. In fact STEBLER's curves can be intelligibly explained upon the some principle as those of SACHS and PRANTL. The above mentioned peculiarity of STEBLER's curves is probably to be traced to a more gradual action of light upon the growing cells of the leaves of Monocotyledonous plants. This greater slowness of action is to be attributed, to some extent at any rate, to the small amount of light which can penetrate to the growing cells of these leaves. STEBLER endeavours to shew that some light reaches these cells under ordinary circumstances, and that this light contains some of the highly refrangible rays, but he places more reliance upon his experiments with plants in which the growing leaves had been fully exposed to the light. The curve V, for example, represents the

1) Bot. Zeit. 1863 Beilage p. 11.

Digitized by Google

course of growth of a leaf of Allium Cepa which had been thus treated. Under these circumstances it must be concluded that the growing cells of the leaves of Allium Cepa are more slowly affected by the retarding action of light than are those of internodes and of the leaves of Dicotyledons, and this may be true also with regard to the leaves of other Monocotyledons.

It is possible, therefore, to explain all these phenomena of the action of light upon growth upon the same theory, and this is more satisfactory and more scientific than to attempt to find a distinct cause for each one.

In order to be able to support these theoretical considerations by experimental evidence, I made the following experiments with Secale cereale, a plant which Stebler used in many of his observations. I sowed the seeds in small glass bottles filled with moist sand, and, after germination, I placed one of these bottles in a glass jar which was closed by a cork through which a thermometer passed into the interior. Into this jar a sufficient quantity of concentrated solution of potash was poured to form a layer about half an inch thick. The measurements of the growth of leaves of the seedlings were made by means of a microtelescope [1]). The plants were kept in darkness for at least twelve hours before the commencement of the observations in order that no persisting effects of the action of light might interfere with the results obtained. The leaves were green. I found that, when the plants were kept in darkness, the growth per hour was very nearly uniform, the variations being such that they might be either attributed to changes of temperature, or regarded as those irregularities which are always to be detected in the process of growth (»Stossweise Aenderungen« Sachs). In illustration of a number of such experiments (25) the following may be cited.

Time.	Hourly growth.	Temperature.
8 a. m.	—	—
9 „	0.50	23.3° C.
10 „	0.40	23.3
11 „	0.40	23.2
12 —	0.40	23.0
1 p. m.	0.30	23.1
2 „	0.40	23.2
3 „	0.30	23.7
4 „	0.50	23.4
5 „	0.30	22.8
6 „	0.40	22.7

In these experiments the conditions were such that no assimilation could possibly take place, and yet growth continued. That the uniformity of growth here observed is due to the fact that the plants were not exposed to the action of light, is shewn by variations of this experiment in

1) For description of this instrument see the following paper.

Digitized by Google

which the glass jar containing the plant in an atmosphere free from CO_2, was exposed for a time to light. The following is one of these experiments.

	Time.	Hourly growth.	Temperature.
	7—8 a. m.	1.10	22.4° C.
	9 "	1.20	22.4
	10 "	1.50	23.5
exposed to sunlight	11 "	1.50	24.0
	12 —	1.40	24.8
	1 p. m.	1.30	26.4
	2 "	1.50	25.8
	3 "	1.70	25.0
	4 "	1.70	25.3
	5 "	1.80	24.6
	6 "	1.60	24.2
	7 "	1.50	24.0

These experiments prove that the retarding effect of the action of light upon their growth can be produced when the leaves are not assimilating. They afford also some data for the discussion of another of STEBLER's conclusions, namely, that a daily periodicity is perceptible in the growth of the leaves of etiolated Monocotyledonous plants, which he believes to be an inherited property. It this be so, it is evidently unnecessary to ascribe the daily periodicity of the growth of green leaves to variations in the activity of the process of assimilation, for they, doubtless, are in possession of this inherited peculiarity as well as etiolated leaves. Still more unnecessary is it to assume, as STEBLER does, that the property possessed by green plants of so reacting to light that there is a greater growth during the day, is inherited.

I do not propose to discuss any further at present the question whether or not a daily periodicity of the growth of vegetable organs exists which is quite independent of variations in external conditions, for it is beside the principal object of this paper. I would simply call attention to the fact that, in his observations upon the growth of internodes, SACHS failed to discover any such independent periodicity, that the experiments of PRANTL upon the growth of the leaves of Dicotyledons and the observations of STREHL upon the growth of roots, render its existence in these organs improbable, and that I have been unable to detect it in the above mentioned experiments.

The following are the principal results arrived at:

1) That it is possible for leaves to grow when they are not assimilating.
2) That the effect of light in retarding growth is exhibited by leaves which are not assimilating.
3) That, therefore, the daily periodicity observable in the growth of leaves (of Monocotyledons) is not a function of assimilation, but is an expression of the effect directly produced upon the growing cells by the alternation of day and night.

Digitized by Google

VI.

The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs.

By

Sydney H. Vines,

B. A., Cantab.

The influence of light upon growth has been made of late years the subject of much careful investigation. The observations of SACHS [1]) upon the growth of internodes, and those of PRANTL [2]) upon that of the leaves of Dicotyledonous plants, shew that the daily periodicity which is evident in the growth of those organs is to be attributed to the alternation of day and night. It appears that light exercises a retarding influence upon the process of growth, a conclusion which agrees with the inferences to be drawn from the phenomena of etiolation.

In order to study more closely the action of light upon growth, it will be well to take the simplest possible form in which growth presents itself, and this is offered by unicellular plants or vegetable organs. In this way many of the influences which modify the growth of more complex structures, such for instance, as the various tensions existing between cells when combined together to form a tissue, more especially when differentiation of tissues is taking place, are avoided, and an approximate estimate of the action of any one particular external force may be formed. That light exercises a powerful influence upon such organs is evident from the fact, that many of them (e. g. cells of Vaucheria and Nitella, hyphae of Fungi etc.) are positively heliotropic, and others, (e. z. root-hairs of Marchantia) are negatively heliotropic. Recently BREFELD [3]) has called attention to the fact that the unicellular hyphae of a Mould (Pilobolus microsporus) exhibits many of the appearances peculiar to etiolation, when grown in the dark. He found that the hyphae on which the sporangia would be developed under ordinary circumstances, and which attain a height of about half an inch in the light, grew, in continued darkness, to a length of from eight to ten inches, and bore no sporangia.

---

1) Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Heft II. 1872.

2) Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Heft III. 1873.

3) Bedeutung des Lichts für die Entwickelung der Pilze. Sitzber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin. 17. April 1877.

Digitized by Google

Yellow light acted upon them in the same way as darkness, the rays which were active in checking over-growth and in causing histological differentiation belonging to the more highly refrangible portion of the spectrum.

At the time when BREFELD's paper was published, I was engaged in the following observations upon the growth of Phycomyces nitens, one of the larger Moulds. This plant is very sensitive to the action of light, for it exhibits a well marked positive heliotropism, but it is not so sensitive as the Pilobolus with which BREFELD experimented, for exposure to darkness or to yellow light during the whole period of its growth did not produce any appearance of etiolation. All that can be said in this respect, is that the hyphae were rather longer, when they had grown in the dark than when they had grown in the light, and that they grew longer in yellow light than in blue, but the differences were comparatively slight. The object of the experiments was to obtain evidence of the action of light in retarding growth in a very simple organism, and from the knowledge thus acquired to seek an explanation of the phenomena.

The method pursued in obtaining the material for observation was that suggested by BREFELD [1]. Spores of Phycomyces were diffused through the water contained in a watch-glass by placing in it a mature sporangium which immediately burst. A few drops of this water were then transferred by means of a needle to a piece of bread soaked with solution of grape-sugar. Under these circumstances the spores rapidly germinated and gave rise to a vigorous growth of the fungus. Upon this first crop a thick glass plate, with two or three holes in it, was laid, so as to arrest the further growth of the existing sporangiferous hyphae. In a few hours new hyphae had grown through the holes in the glass plate. In this way it was possible to obtain the hyphae sufficiently isolated to admit of observation, and their small number caused their growth to be more than usually vigorous.

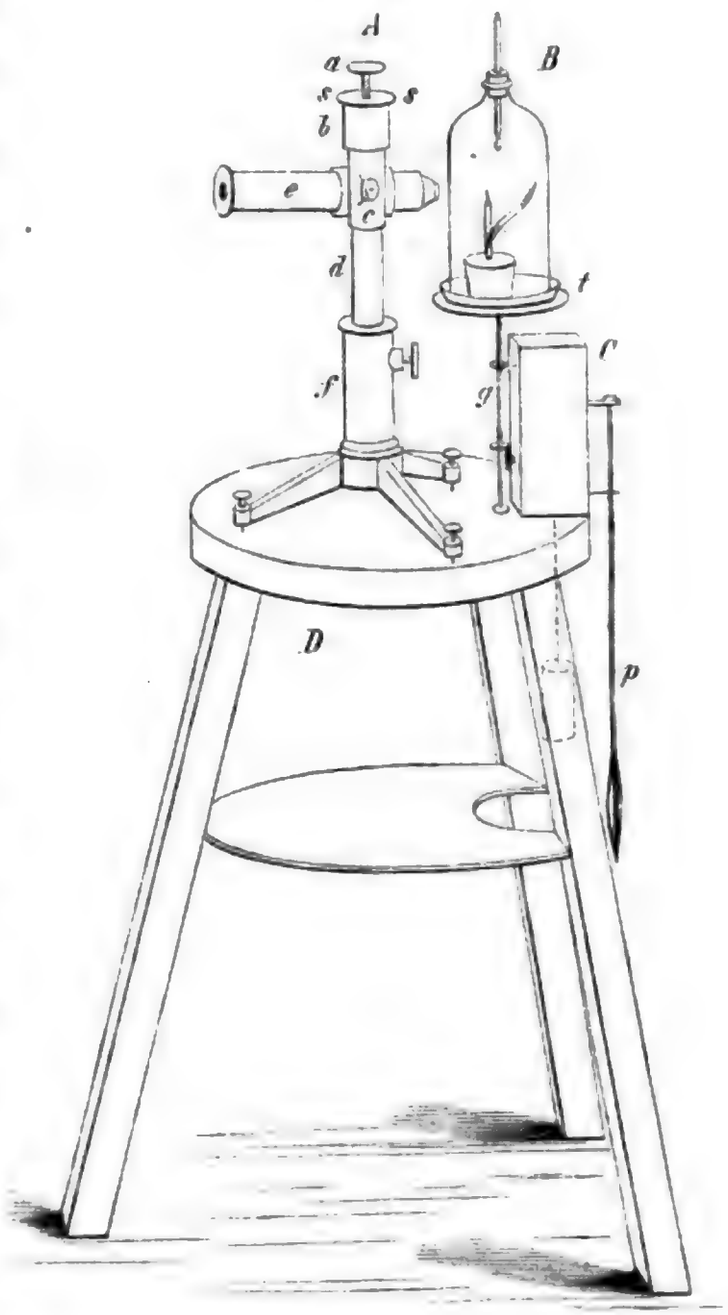
The apparatus for the measurement of growth was suggested by Professor SACHS, and is shewn in Fig. 1. It consists of a stand *D* supporting a clockwork *C*, of which *p* is the pendulum. Connected with the clockwork by a cog-wheel is a shaft *g*, bearing a plate *t*, on which the object to be observed stands. The piece of bread, on which the Mould was growing, was placed in a small glass dish moistened with water, and covered with a bell-jar *B*, so that the moisture of the air surrounding the Mould might vary as little as possible. Through the cork which closed the neck of the bell-jar, a thermometer passed into the interior,

1) Meth. z. Untersuch. d. Pilze. Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. Bd. VIII. 1874.

Digitized by Google

by means of which variations of temperature in the neighbourhood of the plant could be ascertained. On the stand stood also the micro-telescope *A*. This instrument consists of a heavy iron foot *f*, into which the shaft *d*, which bears the tube, fits. The shaft *d* can be moved upwards or downward and can be fixed in any position by means of a screw. This is the coarse adjustment of the instrument. The tube is fixed in a holder, which forms part of the cap *b*. This cap fits on to the upper end of the shaft *d*, and can be raised or lowered by means of the screw *a*. This is the fine adjustment of the instrument. On the upper surface of the cap is a graduated disc, and it is possible to ascertain the number of degrees through which the screw has been turned, by means of a pointer attached to it. The tube itself is a micro-telescope devised especially for observations of this kind by Professor Quincke, and constructed by Steinheil of Munich. The eye-piece contains a micrometer, by means of which the measurements are made. When the instrument was focussed upon a growing hypha, and the uppermost line of the micrometer scale was brought, by means of the fine adjustment, to mark the position of the apex of the hypha, it was easy to read off the number of divisions of the scale through which the hypha had grown in any given time.

Fig. 1.



The object of the clockwork is to cause the object under observation to rotate so as to avoid heliotropic curvatures when it is exposed to light. In order that the conditions under which the observations were made might be as far as possible constant throughout, the rotation was continued when the plant was in darkness. In order to shut off the

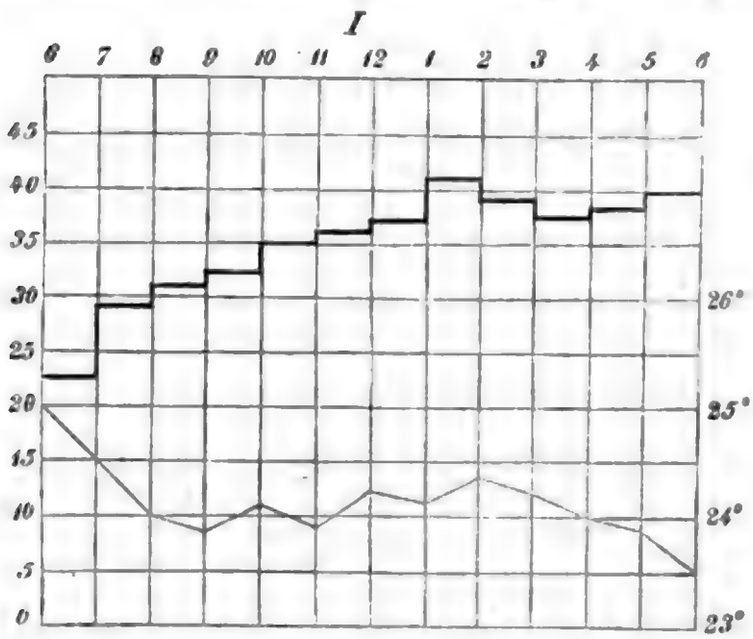
Digitized by Google

light, a thick paste-board cylinder was placed over the bell-jar. In the experiments with coloured light, double-walled flasks were used, the space between the walls being filled in the one case, with ammoniacal solution of copper oxide, in the other, with saturated solution of potassic bichromate.

The experiments went on during the months of May, June and July of the year 1877, and amounted to about forty. From them I have selected the following in illustration of the results obtained.

It was necessary, in the first place, to ascertain what was the natural course of growth of the plant, when exposed to conditions, which were kept as far as possible constant. Previous observations had shewn that the hyphae completed their growth in from 24 to 30 hours, that is the extent of the »grand period« of their growth. The following table gives an account of the variations of growth during a considerable portion of a grand period. The fungus was kept in the dark during the whole time of observation.

The course of the grand period is made more evident when a curve is constructed. The divisions of the abscissa are hours, and two of those of the ordinates are equal to one division of the micrometer[1]. The course of the temperature is represented also by a curve, each division of the ordinates representing half a degree centigrade.



	Hourly growth.	Temperature.
6—7 a. m.	2.30	25° C.
8 „	2.90	24.5
9 „	3.10	23.9
10 „	3.20	24.1
11 „	3.50	23.9
12 —	3.60	24.2
1 p. m.	3.70	24.1
2 „	4.10	24.3
3 „	3.90	24.2
4 „	3.70	24.0
5 „	3.80	23.9
6 „	4.00	23.5

The observations evidently commenced after the hypha had attained a considerable rapidity of growth. The curve gradually ascends until the maximum rapidity is attained eight hours after the commencement of the observations, and growth continues for a time with nearly that rapidity. The variations which occur are to be principally attributed to the course of the grand period, and secondarily to slight changes in the conditions to which the plant is exposed. Such irregularities of growth were observed by SACHS in the case of internodes (stossweise Aenderungen). An

1) A division of the micrometer $= \frac{1}{10}$ mm.

Digitized by Google

analysis of the variations may be made in the following manner. If the difference between the observed maximum and minimum be divided by the number of hours intervening between the times of their occurrence, an average acceleration is obtained, which may be regarded as the acceleration due to the course of the grand period. The difference between the average acceleration per hour and the observed acceleration will be the acceleration due to variations in the external conditions. The average acceleration in this case is $\frac{4.10 - 2.30}{7} = 0.26$ nearly. After the maximum has been attained, growth may be regarded as not undergoing, for a time, any alteration beyond that produced by varying external conditions.

	2.30		
	2.90	2.90 — 2.30 — 0.26	= 0.34 +
	3.10	3.10 — 2.90 — 0.26	= 0.06 —
	3.20	3.20 — 3.10 — 0.26	= 0.16 —
	3.50	3.50 — 3.20 — 0.26	= 0.04 +
	3.60	3.60 — 3.50 — 0.26	= 0.16 —
	3.70	3.70 — 3.60 — 0.26	= 0.16 —
Maximum	4.10	4.10 — 3.70 — 0.26	= 0.14 +
	3.90	3.90 — 4.10	= 0.20 —
	3.70	3.70 — 4.10	= 0.40 —
	3.80	3.80 — 4.10	= 0.30 —
	4.00	4.00 — 4.10	= 0.10 —.

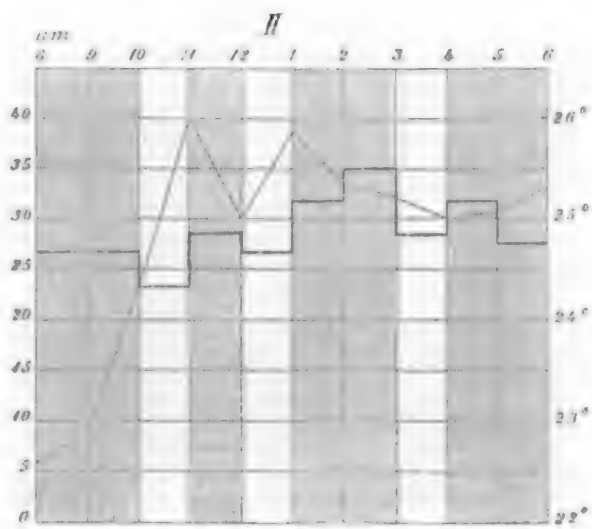
The signs after the figures in the last column shew whether the observed acceleration has been greater or less than the average acceleration. When the plus sign is used, it has been greater, when the minus sign, it has been less.

It appears therefore, that the curve of the grand period undergoes considerable variations under tolerably constant conditions. The effects of varying conditions may now be studied.

The following table with its accompanying curve shews how the course of the grand period is affected, when the plant is exposed to alternations of light and darkness.

	Hourly growth.	Temperature.
8—9 a. m.	2.70	22.9°C.
10 „	2.70	24.3
11 „	2.30	26.0*
12 —	2.90	25.0
1 p. m.	2.70	25.8*
2 „	3.20	25.3
3 „	3.50	25.2
4 „	2.90	25.0*
5 „	3.20	25.1
6 „	2.80	25.3

* exposed to light.



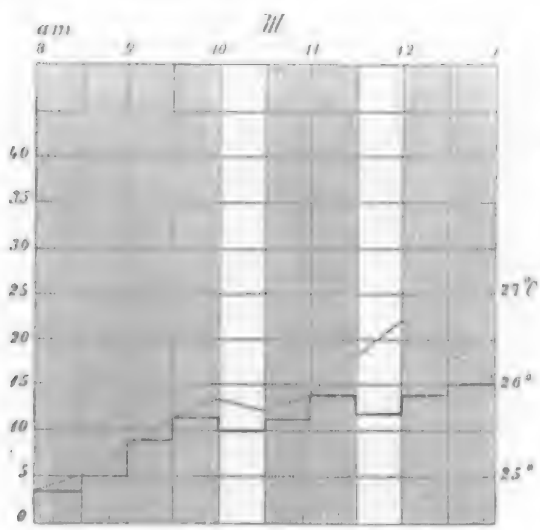
Digitized by Google

If this table be treated in the same way as the former one, the effect of exposure to light is brought out more markedly. Here the average is 0.13 nearly, the maximum is reached at 3 p. m. and the descent begins at 5 p. m.

	2.70			
	2.70	2.70 — 2.70 — 0.13	= 0.13 —	
	2.30	2.30 — 2.70 — 0.13	= 0.53 —	light)
	2.90	2.90 — 2.30 — 0.13	= 0.47 +	
	2.70	2.70 — 2.90 — 0.13	= 0.33 —	(light)
	3.20	3.20 — 2.70 — 0.13	= 0.37 +	
maximum	3.50	3.50 — 3.20 — 0.13	= 0.17 +	
	2.90	2.90 — 3.50	= 0.60 —	(light)
	3.20	3.20 — 3.50	= 3.30 —	
descent	2.80	3.50 — 2.80	= 0.57 +.	

From these observations it appears that light exerts considerable influence the diminishing the acceleration of growth. It is noticeable that, as a rule, the acceleration falls below the average only during the hour of exposure to light, and that it rises in the subsequent hour above the average, but the acceleration in the hour after exposure to light is not so great as it was in the hour before exposure. This is an indication that the effect of the action of light persists for a time after the actual exposure has cessed. This persistent effect (Nachwirkung) was noticed by SACHS and PRANTL to occur in the case of internodes and leaves. In consequence of the very simple structure of the hyphae the effects produced by the action of light are rapidly manifested, but the persistence of the action is not great.

If the measurements be made at shorter intervals, the persistent effects become more evident. The following table and curve consist of half-hourly measurements.



	Half-hourly growth.	Temperature.
7½—8 a. m.	0.30	24.8° C.
8½ „	0.30	25.0
9 „	0.50	25.3
9½ „	0.90	25.6
10 „	1.10	25.8
10½ „	1.00	25.7 *
11 „	1.40	25.9
11½ „	1.40	26.3
12 —	1.20	26.7 *
12½ p. m.	1.40	26.4
1 „	1.50	26.1

* light.

The average in this case is 0.12 per half hour.

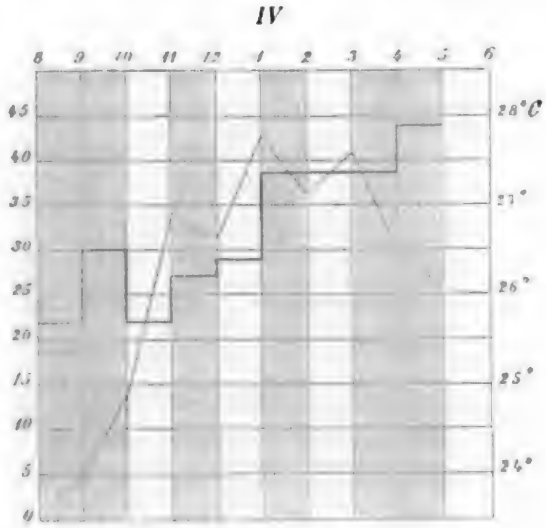
Digitized by Google

0.30
0.30 .... 0.30 — 0.30 — 0.12 = 0.12 —
0.50 .... 0.50 — 0.30 — 0.12 = 0.08 +
0.90 .... 0.90 — 0.50 — 0.12 = 0.28 +
1.10 .... 1.10 — 0.90 — 0.12 = 0.08 +
1.00 .... 1.00 — 1.10 — 0.12 = 0.22 — (light)
1.10 .... 1.10 — 1.00 — 0.12 = 0.02 —
1.40 .... 1.40 — 1.10 — 0.12 = 0.18 +
1.20 .... 1.20 — 1.40 — 0.12 = 0.32 — (light)
1.40 .... 1.40 — 1.20 — 0.12 = 0.08 —
1.50 .... 1.50 — 1.40 — 0.12 = 0.02 —.

The next experiments were made with the view to determine, which rays of the spectrum were especially active in causing this retardation. The following are the measurements made upon a hypha which was exposed at intervals to blue light.

	Hourly growth.	Temperature.
8—9 a. m.	2.20	24.0 ° C.
10 „	3.00	24.9
11 „	2.20	26.9 *
12 —	2.70	26.6
1 p. m.	2.90	27.8 *
2 „	3.90	27.1
3 „	3.90	27.6 *
4 „	3.90	26.5
5 „	4.40	26.1

*=blue light.



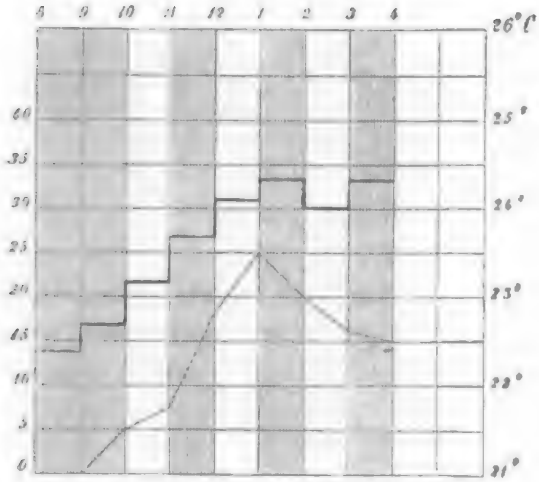
The average acceleration is here 0.27 per hour.

2.20
3.00 .... 3.00 — 2.20 — 0.27 = 0.53 +
2.20 .... 2.20 — 3.00 — 0.27 = 1.07 — (blue light)
2.70 .... 2.70 — 2.20 — 0.27 = 0.23 +
2.90 .... 2.90 — 2.70 — 0.27 = 0.07 — (blue light)
3.90 .... 3.90 — 2.90 — 0.27 = 0.73 +
3.90 .... 3.90 — 3.90 — 0.27 = 0.27 — (blue light)
3.90 .... 3.90 — 3.90 — 0.27 = 0.27 —
4.40 .... 4.40 — 3.90 — 0.27 = 0.23 +.

The following observations were made upon a hypha exposed to yellow light.

Digitized by Google

V



	Hourly growth.	Temperature.
8—9 a. m.	1.40	21.0 °C.
10 „	1.70	21.5 *
11 „	2.20	21.7
12 —	2.70	22.8 *
1 p. m.	3.10	23.5
2 „	3.30	23.0
3 „	3.00	22.6 **
4 „	3.30	22.5

* yellow light.
** daylight.

Here the average acceleration is nearly 0.27.

1.40
1.70 .... 1.70 — 1.40 — 0.27 = 0.03 +
2.20 .... 2.20 — 1.70 — 0.27 = 0.23 + (yellow light)
2.70 .... 2.70 — 2.20 — 0.27 = 0.23 +
3.10 .... 3.10 — 2.70 — 0.27 = 0.13 + (yellow light)
3.30 .... 3.30 — 3.10 — 0.27 = 0.07 —
3.00 .... 3.00 — 3.30 — 0.27 = 0.57 — (daylight)
3.30 .... 3.30 — 3.00 — 0.27 = 0.03 +.

A comparison of these results shews at once that the more highly refrangible rays of the spectrum are those which are especially active in retarding growth, whereas the rays of low refrangibility have no more effect upon it than darkness. This agrees with what is already known with reference to the influence exercised by the two halves of the spectrum upon the growth of organs of complicated structure.

These observations prove that the growth of so simple a structure as the hypha of a Fungus is affected by the action of light in the same way as that of a complex organ, with the single difference, that the former is able to react more rapidly than the latter.

It now remains to seek some explanation of the phenomena. It is not probable that the retarding action of light is an indirect one, that it affects the activity of the growing cells only in so far as it modifies the chemical processes of their nutrition. Whatever direct evidence can be obtained tends to prove that the chemical processes are more actively carried on in the presence than in the absence of light. The decomposition of carbonic acid and the formation of starch in the chlorophyll-grains, with evolution of oxygen, takes place only under the influence of light. PFEFFER[1]) has shewn, that the conversion of asparagin into proteid

1) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII.

Digitized by Google

only occurs when the plant is exposed to light. The observations of WEBER[1]) upon the absorption of phosphoric acid and lime, of SCHULZE[2]) upon the formation of sulphuric acid, and of RAUWENHOFF[3]) upon the occurrence of crystals of calcium oxalate and of tannic acid in etiolated and in green plants, all point to the activity of light in the chemical processes of the plant. The fact that in very many cases the leaves of Dicotyledonous plants grown in the dark remain small, has been explained by KRAUS[4]) on the theory that leaves can only grow when they can assimilate[5]). This explanation has been shewn to be incorrect by BATALIN[6]), who found, that if etiolated leaves be exposed to diffuse daylight for a period which is not sufficiently long to cause the formation of chlorophyll, they will grow. It is well-known that the cotyledons of many plants do not grow in darkness, although their cells are filled with starch or oil, and this is also the case with the leaves of green plants which have been removed into the dark. KRAUS[7]) attributes this arrest of growth to the cessation of the process of conversion of starch into cellulose. It is difficult to reconcile this explanation with the fact, that the leaves of many Monocotyledons and those of many Dicotyledons[8]), when grown in the dark, attain as great as a size, or even a greater, than that which they would have normally possessed. Moreover roots grow in complete darkness, and etiolated stems become excessively elongated. In all these cases the process of the conversion of starch into cellulose must be in full activity. It is therefore not clear why it should be assumed that so fundamental a process as that of the conversion of starch into cellulose is arrested in certain cases only, by the absence of light. It cannot be doubted, however, that, in darkness, certain chemical processes, which are essential, as regards the leaves, to the growth of the cells, and as regards both leaves and stems, to the differentiation of the tissues, are suppressed. These are only some of the effects produced by etiolation. There are many others, of which the non-formation of chlorophyll is the most striking.

If this evidence be considered sufficient to prove the correctness of the statement, that the chemical processes which are essential to the nutrition of plants are favoured by the action of light, the explanation of the retarding action of light upon growth must be sought in another di-

---

1) Landw. Versuchsst. XVIII.
2) Landw. Versuchsst. XIX.
3) Over de Oorzaken der abnormale Vormen etc. Acad. Amst. XI. 1877.
4) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII.
5) This view is discussed in another paper. Arb. Heft V.
6) Bot. Zeitg. 1871.
7) loc. cit. p. 214.
8) SACHS: Einfluss des Tageslichts etc. Bot. Zeit. 1863. Beilage.

Digitized by Google

rection. The question at once suggests itself, does light directly influence the growing cells, and if so, what is the nature of its action?

An attempt to indicate such an influence was made by BATALIN[1]. He suggested, that the usual smallness of etiolated leaves of Dicotyledons might be due to an arrest of the process of cell-division, a process which he regarded as being favoured by the presence of light. SACHS[2] has however pointed out, that cell-division is only a consequence of growth. The leaves remain small, not because their cells do not divide, but because their cells do not grow. A good example of this is afforded by the smaller Algae. Their cells divide only during the night, most probably because it is then that growth is actively proceeding.

In order to obtain a clear idea of the problem the physical conditions of growth must be briefly considered. These conditions are principally three: 1) the growing cell must be supplied with a sufficient quantity of nutritious material; 2) the temperature of the surrounding medium must not vary beyond certain limits; and 3) the cell must be supplied with water so that it may be tense, or as it is technically termed, in a state of turgidity. Of these three conditions the first two are but little affected by light. In darkness as well as in light the mycelium of Phycomyces could always obtain an adequate supply of food, and the rise of temperature which generally took place when the plant was exposed to light, was never sufficiently great to endanger the life of the plant. Under these circumstances, the action of light must have affected the last of the three conditions: — it must, in some way or other, have modified the turgidity of the growing cell.

The importance of a turgid condition for the process of growth in a cell was first insisted upon by SACHS[3]. He defines it as follows. — »By turgidity we understand the hydrostatic pressure which the water absorbed by endosmosis exerts upon all parts of the cell-wall equally, and which reacts on the cell-contents in consequence of the elasticity of the cell-wall. Thus, in a turgid cell, the cell-wall is tense and the cell-contents are under pressure«. The result of this state of turgidity is to cause the cell-wall to stretch as much as possible. In order that it may be able thus to yield to the pressure, from within it must be saturated with water. The process of its extension consists in the gradual separation frome one another of the minute solid particles of which it is composed (»micellae« NÄGELI und SCHWENDENER Mikroskop — »tagmata«. PFEFFER Osmot. Untersuch.), the spaces between them being occupied by water. If the cell be young and capable of growth, new micellae are

1) Bot. Zeitg. 1871.
2) Lehrbuch 4. Auflage p. 733.
3) Lehrbuch 4. Auflage pp. 741—852.

Digitized by Google

deposited in the watery areas, and the form assumed by the cell-wall in its extended condition is rendered permanent.

The turgidity of a cell may therefore be modified in two ways. In the first place, the extensibility of the cell-wall may either increase or diminish, and the reaction which it exerts upon the cell-contents will vary accordingly. In the second place, the osmotic properties of the cell-contents may be so altered, that the amount of fluid contained within the cell may vary, and therefore the pressure exerted upon the cell-wall from within will vary also.

A diminution of the extensibility of a cell-wall occurs as the cell becomes older, and as the cell-wall itself undergoes differentiation [1]. The observations of Kraus and Koch tend to shew, that the action of light is favourable to the thickening and differentiation of cell-walls. Even if it be assumed that the retardation of the growth of a hypha of Phycomyces depends upon a diminished extensibility of its cell-wall, the fact that it is so rapidly produced makes it difficult to believe that a thickening of the cell-wall is the immediate cause. It seems more reasonable to imagine that light exerts its influence directly upon the micellæ in such a way as diminish their mobility. Pfeffer [2] has already suggested the possibility of such a direct action of light upon cell-walls, but any positive evidence upon the subject is not to be obtained. This being the case, it will be well to proceed to the discussion of the second of the two possible ways in which the turgidity of a cell may be modified, in order to obtain a more satisfactory explanation.

The wall of a growing cell is lined by a layer of protoplasm, which, so long as the cell is turgid, is in close contact with it. It is evident, therefore, that the endosmosis, by means of which the cell is maintained in a turgid condition, has to take place through this protoplasmic layer. It may be, that the effect of light in retarding the growth of a cell is produced by some change in the physical properties of the protoplasm in consequence of which turgidity is diminished. A short discussion of the use of the protoplasm in producing and maintaining the turgidity of a cell will afford some grounds on which to form an estimate of the probability of this suggestion.

Nägeli [3] was the first to point out, that the protoplasmic layer lining the cell-wall offers a considerable resistance to the passage through it of certain substances, more especially colouring matters, which are dissolved in the cell-sap, although the cell-wall easily allowed them to pass. De Vries [4] repeated Nägeli's observations upon the parenchymatous cells

1) Nägeli: Pflanzen-phys. Untersuch. Heft. I. p. 24.

2) Periodische Bewegungen p. 119.

3) Pflanzen-physiol. Untersuch. Heft I.

4) Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges. Arch. Néerland. 1871.

Digitized by Google

of the beet-root. He found that, after remaining for fourteen days in water, they allowed neither their colouring matter nor their sugar to escape. His further experiments[1]) demonstrate still more clearly the importance of this protoplasmic layer in producing a turgid condition of the cell. By placing growing cells in solutions of different salts, especially in solutions of saltpetre, which were more concentrated than the cell-sap, he was able to diminish the turgidity of the cells, and when the solution contained as much as ten per cent of the salt, the protoplasm contracted away from the cell-wall and the turgidity of the cells was entirely removed. To this condition he gives the name of »Plasmolysis«. His experiments do not, however, merely demonstrate this important function of the protoplasm, but they also prove the absolute necessity of a turgid condition to the growth of a cell. He found, that immersion of the cells in strong solutions of salts for a sufficient time to produce complete plasmolysis, did not kill the cells, and that, if they were placed in water, the salt was gradually removed, the protoplasm slowly resumed its former position. The growth of branches, peduncles etc., was more or less diminished when they were placed in the more dilute solutions, and was entirely arrested when the solutions were sufficiently concentrated to cause complete plasmolysis of the cells. After thorough washing in water they resumed their growth.

From these observations it is evident that this protoplasmic layer is very extensible. The fact, that it is impermeable to the cell-sap contained in the vacuole, which it surrounds, and that the cell-sap, by virtue of its endosmotic properties, ever tends to increase in quantity, justifies the conclusion that, under normal conditions, the protoplasm of a growing cell is in a state of tension. So long as it yields to the pressure from within, growth is possible, but should its extensibility be so diminished that it completely neutralises this pressure, growth must cease. The cell-wall may be regarded as being completely passive in this process. It is stretched by the tense protoplasmic layer by which it is lined, but is, of itself, incapable of so resisting the escape of the cell-sap as to cause any turgidity of the cell.

It may be concluded, therefore, that the retardation of the growth of the hypha of Phycomyces, produced by the action of light, is to be attributed to a diminished mobility of the micellæ of the protoplasm rather than to a diminished mobility of the micellæ of the cell-wall. It may be further inferred, that this holds good also in the case of the growing cells of a multicellular organism.

This statement receives considerable support from the facts, which are already known as to the action of light upon protoplasm. The so

1) Unters. über Zellstreckung. 1877.

Digitized by Google

called heliotropism of the plasmodia of Myxomycetes and the change of position exhibited by the chlorophyll-grains of different organs when exposed alternately to light and to darkness prove, that light can act directly upon protoplasm. PFEFFER [1]) recently concluded upon purely physical grounds, that the diminution of extensibility which cells undergo when exposed to light, was due to the molecular activity of light in the primordial utricle (plasma-membrane).

If this be the correct explanation of the action of light in retarding growth, it must be applicable also to the phenomena of heliotropism and to those resulting from the action of light upon spontaneously motile organs.

In considering those special cases of the action of light upon growth, which are included under the term »heliotropism«, I shall only allude to those in which the heliotropism is positive, for the true nature and significance of negative heliotropism is at present quite uncertain. The curvature is due, as SACHS has shewn, to a greater rapidity of the growth of the side most distant from the source of light. This is stated of a multicellular structure, but there is no reason to believe that the case is otherwise with a single cell. The protoplasm of the concave side may have had its extensibility diminished by the action of light and consequently its growth is less rapid than is that of the convex side. PFEFFER [2]) ascribes the heliotropism of unicellular organs to an action of light upon the cell-wall. This suggestion is, however, not in harmony with his view already quoted, that light can directly affect the extensibility of the plasma-membrane. Further it compels the assumption that there are two kinds of positive heliotropism, viz, that of multicellular organs, due to a gradual diminution of the turgidity of the cells extending from the less strongly to the more strongly illuminated side, and that of unicellular organs. Under these circumstances it is evident, that the explanation given above offers fewer difficulties.

With reference to the spontaneous movements, it is well-known, that they are generally arrested when the plants, which exhibit them are exposed to light. SACHS [3]) has already drawn attention to the similarity between this phenomenon and the retardation of growth effected by light, and has suggested that the mode of action is the same in both cases.

The mechanism of the spontaneous movements has not been directly investigated, but they are so similar to the movements which are induced by stimulation that our knowledge of the mechanism of the latter may be fairly applied to explain that of the former. The mechanism of

1) Bot. Zeitg. 1876. p. 77.
2) Osmot. Untersuch. 1877. p. 208.
3) Lehrbuch p. 852.

Digitized by Google

these induced movements consists essentially in a change in the turgidity of the parenchymatous cells of the motile organ. BRÜCKE[1]) proved that the downward movement of the leaf of Mimosa pudica, which follows a stimulus, is due to a diminution of the tension in the lower portion of the motile organ. The experiments of PFEFFER[2]) upon the stamens of Cynareae and upon the motile organs of Mimosa pudica demonstrated, that a considerable quantity of water is expelled from the tissues during the movement. PFEFFER suggested that, assuming the permeability of the tense cell-wall to remain unaltered, the expulsion of cell-sap from the cell may be dependent upon changes in the protoplasm. Under ordinary circumstances, as has been already mentioned, the protoplasm does not permit the escape of cell-sap, but it may be that some influence so acts upon the protoplasm at the time of movement, that it becomes permeable. In commenting upon this suggestion SACHS[3]) remarks, that such variations in the permeability of protoplasm are known to occur. For instance, when the protoplasm of a cell of Spirogyra contracts previously to conjugation, it must have become permeable, for a quantity of cell-sap escapes.

The force which causes the expulsion of the cell-sap, is regarded by PFEFFER[4]) as being merely the pressure of the elastic cell-wall upon the cell-contents, to which the now permeable protoplasm offers but little resistance. He believes that the cause of the variation of pressure is to be sought in some change effected in the osmotic properties of the cell-contents by the action of the stimulus. It is by no means easy to understand, how such a diminution of the osmotic properties of the cell-contents could be so rapidly produced. It seems more simple and satisfactory to regard the expulsion of the cell-sap as being due to a contraction of the protoplasm, that is, to an approximation of its micellae in consequence, probably, of an increase of the attraction existing between them, effected either by a stimulus acting from within (spontaneous movements) or by a stimulus acting from without. The escape of the fluid under these circumstances is to be regarded as a phenomenon not of osmosis, but of filtration under pressure.

The position which spontaneously motile organs assume when exposed to light is that in which they are fully expanded. Proceeding upon the assumption that the mechanism of the movements of these organs is essentially the same as that of the induced movements of irritable organs, this expanded position must be ascribed to the maintenance of the micellae in a condition of stable equilibrium. The influence of light upon the micellae is of such a nature that it prevents their approxi-

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848.
2) Physiol. Untersuch. 1873.
3) Lehrbuch p. 866.
4) Osmot. Untersuch. p. 192.

Digitized by Google

mation in obedience to the periodic action of internal stimuli, although this influence is not sufficiently strong to prevent contraction in obedience to stimuli acting from without.

The conditions of growing and of »contractile« cells are in some respects the same. Turgidity is essential to the proper fulfilment of the functions of both, and it has been shewn that light has the power of inhibiting, more or less completely, the activity of both. The most general case of the action of light upon growing cells has been shewn to be a diminution in the rapidity of their growth. The cell with diminished or arrested growth may be fairly compared with one of the cells of a rigid motile organ. In both, the micellae of the protoplasm are in a state of stable equilibrium so that they do not yield, in the former case to the force which tends to separate them, namely the pressure of the cell-contents, and in the latter to the force which tends to bring them nearer together.

The theory, that the action of light upon growing cells and upon those of motile organs is due to such a modification of the relations existing between the micellae of the protoplasm that the mobility of the micellae is diminished, thus gives a satisfactory explanation of many phenomena which, at first sight, seem not to have much in common. It may be that this is only a special case of the general principle, that the influence of all physical forces upon vegetable cells is especially exerted upon the protoplasm of those cells, and modifies the relations existing between the micellae.

Digitized by Google

VII.

Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen.

Von

Julius Sachs.

Durch die hier folgenden Mittheilungen beabsichtige ich einen Beitrag zur Beantwortung der Frage zu liefern, in welchen Gewebeformen der sogenannte aufsteigende Saftstrom (Wasserstrom) transpirirender Pflanzen sich bewegt und mit welcher Geschwindigkeit er unter sehr günstigen Transpirationsbedingungen von den Wurzeln zu den Blättern emporsteigt. Auf die Mechanik dieser Bewegungen werde ich hier jedoch nicht eingehen, da ich diese in einer ausführlichen Bearbeitung der »Porosität des Holzes« [1]) später zu behandeln gedenke. Speciell kommt es mir hier darauf an, zu beweisen, dass die Lösung des salpetersauren Lithiums ein sehr brauchbares Mittel zur Beantwortung obiger Fragen darbietet, vorausgesetzt, dass zunächst gewisse Vorfragen erledigt sind.

Bekanntlich wurden Lithiumsalze zuerst seit 1871 von Mc Nab im fraglichen Sinne angewendet und später von Pfitzer verwerthet; Mc Nab's Angaben erfuhren jedoch Einwürfe von Seiten Wiesner's und die Versuche Pfitzer's so wie die Mc Nab's gaben mir in meiner soeben citirten Abhandlung zu Bedenken betreffs ihrer Methode Anlass. So, wie die Sache jetzt liegt, dürfen wir in dem Lithium zwar ein sehr beachtenswerthes Mittel weiterer Forschung erblicken; die bis jetzt damit erzielten Resultate jedoch dürften vor einer eingehenden Kritik sich als unhaltbar erweisen.

Um nun einerseits den Standpunkt für diese Kritik zu gewinnen und andererseits die Vorzüge des Lithiums vor anderen bisher angewandten Mitteln in's Licht zu stellen, wird es nöthig sein, etwas weiter auszuholen.

§ 1. Kritik der bisherigen Methoden.

a. Betreffs des Weges, den der aufsteigende Wasserstrom verfolgt, gibt das alte, so oft wiederholte Verfahren, durch Wegnahme eines Rindenringes die Continuität aller das Holz umgebenden Gewebeschichten zu

1) Vergl. meine vorläufige Mittheilung über »Porosität des Holzes«. Würzburg 1877.

Digitized by Google

unterbrechen, insofern genügende Auskunft, als (da das fehlende oder vertrocknete Mark nicht in Betracht kommt) der Erfolg zeigt, dass durch die Operation die Wasserzufuhr zu den stark transpirirenden Blättern nicht wesentlich beeinträchtigt wird; denn wäre dies der Fall, so müssten die Blätter in kurzer Zeit welken, ja verdorren, was bekanntlich nicht geschieht, wenn der ringförmig entblösste Holzkörper durch eine Ligatur vor dem Austrocknen geschützt wird.

Nun leidet aber dieser obenso einfache als schöne Versuch an dem Uebelstand, dass er bei Stämmen mit zerstreuten Holzbündeln, wie denen der Farne und Monocotylen, nicht durchführbar ist. Zwar liegt der Analogieschluss, dass die Holzfasern überall dieselbe Bedeutung als Wasser leitende Elemente haben, wie bei den Coniferen und Dicotylen, sehr nahe und er wird durch die Wahrnehmung unterstützt, dass Holz im physiologischen Sinne überhaupt nur in solchen Pflanzen anzutreffen ist, bei denen durch Transpiration in der Luft eine rasche Wasserzufuhr nöthig wird und dass die Holzmasse im Allgemeinen mit der Transpirationsfläche zunimmt [1]; und wenn derartige Erwägungen auch keinen Zweifel lassen, dass die zerstreuten Holzbündel ebenso wie der compacte Holzkörper den aufsteigenden Wasserstrom leiten, so ist es doch ein gerechtfertigter Wunsch, durch Versuche dies anschaulich zu beweisen. Man hat bis auf die neueste Zeit geglaubt, diesen Beweis dadurch erbringen zu können, dass man färbende Lösungen von abgeschnittenen Zweigen aufsaugen liess; indem sich hierbei nur oder vorwiegend die zerstreuten Holzbündel färbten, schloss man, dass diese allein die farbige Flüssigkeit fortleiten und dass sie unter normalen Verhältnissen auch den aufsteigenden Wasserstrom führen. Der so geführte Beweis für diesen aus anderen Gründen richtigen Schluss ist jedoch durchaus zu verwerfen. Die Färbung der Holzbündel beweist eben nur, dass sie sich färben, d. h. den ihnen dargebotenen Farbestoff festhalten, aufspeichern; die Nichtfärbung der übrigen Gewebeschichten beweist ebenso nur, dass sie den Farbstoff nicht festhalten, nicht färbungsfähig sind; ob die färbende Flüssigkeit oder nur das Lösungswasser in alle Gewebeschichten eindringt, wird durch das genannte Versuchsergebniss nicht bewiesen, wie schon die tägliche Erfahrung bei mikrochemischen Reactionen hinlänglich zeigt. Jeder Mikroskopiker weiss, dass ein Quer- oder Längsschnitt durch die verschiedenen Gewebeformen eines Stengels u. s. w., mit färbenden Lösungen behandelt, sich keineswegs in seiner ganzen Ausdehnung gleichförmig färbt; dass vielmehr nur gewisse Gewebeformen (besonders das Holz) die Färbung annehmen, während die anderen farblos bleiben, obgleich in diesem Falle ja sämmtliche Zellen des mikroskopischen Schnittes mit der färbenden Lösung in innigste Berührung kommen. Um nur ein Beispiel zu

---

1) Vergl. Sachs Lehrbuch IV. Aufl. p. 647—648.

Digitized by Google

nennen, färbt das schwefelsaure Anilin[1]) auf einem mikroskopischen Schnitt nur die verholzten Zellen gelb, gleichgiltig ob sie dem Holz oder einem anderen Gewebe angehören; alle nicht verholzten Zellen bleiben ungefärbt und ähnlich verhalten sich viele Farbstofflösungen. — Lässt man nun derartige Lösungen durch den Querschnitt eines transpirirenden Zweiges aufsaugen, so werden eben auch in diesem nur die färbungsfähigen Zellen sich färben, die nicht färbungsfähigen farblos bleiben, und es wird durchaus ungewiss bleiben, ob sich die Flüssigkeit nicht auch in diesen bewegt habe. Dass dies aber wirklich der Fall sein kann, habe ich bereits in meiner Mittheilung über die Porosität des Holzes gerade für das schwefelsaure Anilin bewiesen. Stellt man einen Zweig von Annona ovata in eine Lösung dieses Salzes, so findet man nach einigen Tagen das Holz bis zur beträchtlichen Höhe hinauf intensiv gelb, das parenchymatische Gewebe der Rinde und des Markes farblos. Mitten in dem farblosen Mark jedoch liegen vereinzelte Steinzellen, welche ebenfalls intensiv gelb gefärbt sind. Da diese das färbende Salz nur durch Vermittelung der umliegenden farblosen Markzellen erhalten können, so folgt, dass auch in diesen letzteren sich das schwefelsaure Anilin bewegt hat. In diesem Falle ist es zudem ungewiss, ob das Salz von unten her im Mark aufgestiegen ist, oder ob es im Holz aufsteigend von diesem aus quer in das Mark eindringt. Dass die im Holz aufsteigende Salzlösung quer hinüber in die Rinde geleitet wird, nicht in dieser aufzusteigen braucht, zeigt aber folgender Versuch. Von einer lebenden Tanne (Abies pectinata) wurde der Stammgipfel abgeschnitten. Einige Centimeter oberhalb des Schnittes wurde ein ungefähr 1 cm breiter Rindenring weggenommen und das entblösste Holz mit Stanniol dicht umwickelt. Der untere Schnitt blieb (im Winter) einige Tage in einer Lösung von schwefelsaurem Anilin, während die zahlreichen Blätter transpirirten. Als darauf der Stamm gespalten wurde, war das Holz bis zu 30 cm Höhe über der Ringwunde gelb gefärbt. Die in der Rinde der Tanne bekanntlich liegenden, dickwandigen, verzweigten Spicularzellen waren aber ebenfalls intensiv gelb geworden, obgleich sie durch mehrere Schichten farblosen Gewebes von dem Holz getrennt waren. Diese farblosen Zellen hatten also, ohne sich zu färben, das Salz aus dem Holz quer durch den Bast zu den Spicularzellen hinüber geleitet. Genau dasselbe Resultat erhält man bei Aesten von Populus dilatata, wo in der äusseren Rinde eine Schicht sogenannter Steinzellen liegt, welche sich durch das im Holz aufsteigende Anilinsalz gelb färben.

Demnach kann aus der Färbung auf den von der Flüssigkeit ver-

---

1) Die Gelbfärbung verholzter Zellen durch schwefelsaures Anilin wurde von Ruge entdeckt (Pogg. Ann. 1834. Bd. 31. p. 65). Vergl. ferner Schapringer in Dingler's polyt. Journ. 1865. Bd. 176. p. 166.

Digitized by Google

folgten Weg nicht ohne Weiteres geschlossen werden; hätte die Annona im Mark, die Tanne und Pappel in der Rinde nicht Zellen, welche sich ähnlich wie das Holz färben, so hätte man glauben können, das schwefelsaure Anilin habe sich ausschliesslich im Holz und gar nicht im Parenchym bewegt.

Durch diese Angaben soll nun keineswegs etwa behauptet werden, dass die Rinde und das Mark betreffs der Wasserleitung in transpirirenden Pflanzen dieselbe Rolle spielen wie das Holz; das wäre durchaus irrig; aber sie beweisen, dass es ganz unzulässig ist, aus der Färbung gewisser Gewebeschichten zu folgern, dass nur diese allein bei der Fortleitung der färbenden Lösung betheiligt sind. Wenn es also darauf ankommt, zu beweisen, dass die zerstreuten Holzbündel der Farne und Monocotylen den aufsteigenden Wasserstrom ebenso wie das compacte Holz der Dicotylen und Coniferen leiten, so wird man sich nach anderen Beweismitteln umsehen müssen; färbende Flüssigkeiten sind dazu unbrauchbar.

So verhält es sich, wenn abgeschnittene Zweige die färbenden Lösungen mit dem Querschnitt aufnehmen. Noch viel weniger lehren die gelösten Farbstoffe, wenn sie den unverletzten Wurzeln dargeboten werden. Als Baillon[1] weissblühende Hyacinthen sich so entwickeln liess, dass ihre Wurzeln in eine Auflösung der rothen Phytolacca-Farbstoffe tauchten, nahmen sie aus dieser zwar das zum Wachsthum und zur Transpiration nöthige Wasser auf, liessen aber den Farbstoff selbst zurück, so dass die an Volumen abnehmende Lösung immer dunkler wurde, während an den weissen Blüthen keine Färbung zu merken war, die sich dagegen nach kurzer Zeit einstellt, wenn abgeschnittene Hyacinthenschäfte oder die mit Wundflächen versehene Zwiebelbasis selbst in die Farblösung tauchen. Die Wurzelrinde färbt sich nicht nur nicht, sondern sie hindert den Farbstoff, an die färbungsfähigen Theile zu kommen, eine Thatsache, von der ich mich vor Jahren bezüglich verschiedener anderer Farbstoffe überzeugte, die erst dann Färbung der Gefässbündel in Wurzel und Stamm lebender Pflanzen erzeugten, wenn durch ihren schädlichen Einfluss die Wurzeln abgestorben waren, und die todten Zellen dem Eindringen des Farbstoffs bis zu den Holzbündeln kein Hinderniss mehr entgegensetzten. — Um also die Frage nach dem Wege, den der aufsteigende Saftstrom verfolgt, an gesunden lebenden Pflanzen mit Wurzeln zu beantworten, wird man ebenfalls auf die Hilfe der Farbstofflösungen verzichten müssen.

Das schwefelsaure Anilin dringt durch Wurzeln zwar sofort ein, tödtet diese aber ebenso wie andere von ihm durchdrungene Gewebe,

1) Baillon in Comptes rendus 1875. T. 80. p. 428.

Digitized by Google

und kann schon desshalb nicht benutzt werden, die Vorgänge in der lebenden Pflanze zu verfolgen[1].

Dass nun das Holz, nämlich das echte verholzte Holz, der Weg für den aufsteigenden, durch Verdunstung der Blätter bedingten Wasserstrom ist, wird hinlänglich durch die Erfolge der Ringelung und die oben angedeuteten Erwägungen über die stattfindende Relation zwischen Transpiration und Holzbildung bewiesen. Ob nebenbei die den Holzfasern so ähnlichen, zuweilen auch verholzten Bastfasern, sclerenchymatische Schichten in Mark und Rinde u. dergl. ebenfalls dem aufsteigenden Saftstrom dienen, ist jedenfalls weiterer Untersuchung vorbehalten, da das wenige darüber etwa Bekannte an den oben gerügten methodischen Fehlern leidet.

b) Die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms im Holz hat man nach sehr verschiedenen Methoden zu bestimmen gesucht, die sich aber bisher sämmtlich als unbefriedigend erwiesen haben.

1) Druck[2]. Schon Hales, Camus, Du Hamel, später Boucherie, Theodor Hartig und Rauwenhoff u. A. haben die Filtration von Wasser und wässerigen Lösungen durch frisches Holz unter sehr verschiedenem Druck beobachtet. Die Beobachter verfolgten dabei Fragen anderer Art, nicht eigentlich die, die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im lebenden Holz zu bestimmen.

Da ich in meiner späteren Abhandlung über die Porosität des Holzes[3] auf die Filtrationsfähigkeit desselben näher einzugehen gedenke, so will ich hier nur darauf hinweisen, dass aus der Geschwindigkeit der Filtration durch frisches Holz auf die Geschwindigkeit des emporsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen überhaupt kein Schluss gezogen werden kann, weil dieser Vorgang gar nicht auf Filtration unter Druck beruht, sondern durch ganz andere Ursachen hervorgerufen wird. Höchstens könnten derartige Versuche einige Auskunft darüber geben, wie das Wasser in blutenden Weinstöcken u. dergl. von der Wurzel aus hinaufgepresst wird. Bei stark transpirirenden Pflanzen aber besteht, wie

---

1) Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass die von den älteren Botanikern, besonders P. de Candolle betonte Thatsache, dass sich die Wurzelspitzen zuerst und am intensivsten färben, wenn die Wurzeln in Farbstofflösungen tauchen, einfach darauf beruht, dass dieselben, indem sie absterben, sich bei ihrem grossen Protoplasmagehalt stärker färben, als die übrigen Theile; die frühere daraus gezogene Folgerung, die Wurzelspitzen seien die Organe der Nahrungsaufnahme, ist ein Irrthum, der heute keiner Erwähnung mehr werth sein sollte.

2) Rauwenhoff: Phyto-physiolog. Bijdragen II, Amsterdam 1868, woselbst die Literatur zusammengestellt ist.

3) Vergl. einstweilen die vorläufige Mittheilung unter diesem Titel (Würzburg 1877).

Digitized by Google

ich gezeigt habe[1], ein derartiger Druck von unten her nicht; unsere gegenwärtige Betrachtung aber betrifft ausschliesslich den durch die Transpiration in Bewegung gesetzten aufsteigenden Strom, der mit dem Wurzeldruck schon desshalb nichts zu thun hat, weil er auch an abgeschnittenen Aesten, wenigstens Anfangs, in beinahe normaler Form fortdauert, wenn ihr Querschnitt in Wasser taucht. Wird ein solcher, wie ich ebenfalls früher gezeigt habe[2], auf den einen mit Wasser gefüllten Schenkel eines U-förmigen Rohrs gesetzt, dessen anderer Schenkel Quecksilber enthält, so bewirkt die durch Transpiration vermittelte Saugung, dass das Quecksilber in dem Wasserschenkel viele Centimeter hoch über das Quecksilberniveau des anderen Schenkels steigt; d. h. das im Holz aufsteigende Wasser überwindet einen beträchtlichen negativen Druck, wie auch die Vergleichung der Ausflussmenge eines Wurzelstumpfes mit dem weit grösseren Volumen des gleichzeitig durch den davon abgetrennten Gipfel aufgesogenen Wassers ergiebt. Es wäre daher eine Vermengung ganz heterogener Erscheinungen, wenn man aus der Filtration des Wassers durch Holz unter irgend einem Druck, die Natur und Geschwindigkeit des aufsteigenden Transpirations-Stroms beurtheilen wollte[3].

2) Eine auf ganz andere Voraussetzungen gegründete Methode zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms im Holz hat neuerlich Pfitzer angewendet; sie besteht in der Beobachtung der Zeit, welche zwischen dem Begiessen der trockenen Erde und der Wiederaufrichtung welker, gesenkter Blätter der in jener eingewurzelten Pflanze vergeht[4]. Pfitzer sagt jedoch selbst, es sei bei diesem Verfahren ein misslicher Umstand, dass kein Beweis dafür gegeben sei, dass diejenigen Wassermoleküle, welche im Blattstiel die Hebung (durch Turgescenz) verursachen, identisch seien mit denen, die beim Begiessen der Wurzel zugeführt wurden. Ich möchte hinzusetzen, dass die Pfitzer'sche Methode erst dann verständliche Resultate liefern könnte, wenn uns die inneren Veränderungen besser bekannt wären, welche das Welken hervorrufen; bis dahin wird man aus dieser Methode keinen giltigen Schluss auf die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im Holz ziehen können, um so weniger, als bei Pfitzer's Verfahren ein Theil des fraglichen Wassers zur Verdunstung in den Blättern, ein anderer Theil zur Wiederherstellung der Turgescenz benutzt wird.

3) Die nächstliegende und beste Methode wäre die bereits von Hales an seiner berühmten Sonnenrose angewendete, wonach das leicht zu be-

---

1) Arbeiten des bot. Instituts Bd. I. p. 288 ff., und mein Lehrbuch IV. Aufl. p. 661.

2) Lehrbuch IV. Aufl. p. 654.

3) Dass der aufsteigende Wasserstrom im Holz auch nicht durch Capillarität in Bewegung gesetzt wird, erachte ich durch meine cit. Mittheilung »über die Porosität des Holzes« für hinreichend bewiesen.

4) Pfitzer in Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XI. p. 183.

Digitized by Google

stimmende Wasserquantum, welches von einer transpirirenden Pflanze durch ihren Stamm emporgeleitet wird, nur durch den Querschnitt des leitenden Gewebes dividirt zu werden braucht, um die Länge (Höhe) der in gegebener Zeit emporgestiegenen Wassersäule zu finden. Wenn nur eben dieser Querschnitt bekannt wäre! leider ist dies bis jetzt nicht der Fall. Dass Hales seiner Berechnung einen viel zu grossen Querschnitt zu Grunde legte und desshalb eine viel zu kleine Steighöhe in der Zeiteinheit erhielt, habe ich bereits in meinem Handbuch der Experimentalphysiologie (1865 p. 234) nachgewiesen, wo ich auch die Methode andeutete, nach welcher der wahre leitende Querschnitt zu finden ist. Vielleicht klarer, als ich es dort gethan habe, möchte ich die hier zu lösende Aufgabe folgendermassen bezeichnen. Es wird vorausgesetzt, dass das aufsteigende Wasser sich nur im Holzkörper bewegt, eine Bedingung, welche durch Wegnahme eines Rindenrings an der fraglichen Stelle des Beobachtungsobjects erfüllt werden kann. Da unter normalen Verhältnissen die Lumina der Holzzellen transpirirender Pflanzen mit (verdünnter) Luft erfüllt sind, so kann das aufsteigende Wasser nur in den Wänden sich bewegen; es ist also das Gesammtquerschnittsareal dieser Wände zu bestimmen; aber auch dieses ist noch nicht die gesuchte Grösse; denn die Wände bestehen aus Wandsubstanz und Wasser; nur die vom imbibirten Wasser eingenommene Querschnittsfläche kann als der Querschnitt der aufsteigenden Wassersäule gelten. Ein Weg, diese Grösse zu finden, wäre der: zuerst das Querschnittsareal der feuchten, dann das der völlig trockenen Holzwände zu messen und die Differenz als den vom bewegten Wasser eingenommenen Theil des Holzes zu betrachten. Mit der so gewonnenen Zahl (Fläche) wäre das in der Zeiteinheit durch den Holzkörper aufgestiegene Wasservolumen zu dividiren, um die Geschwindigkeit zu finden. Ob sich die verlangte Zahl mit hinreichender Genauigkeit finden lässt, steht freilich noch dahin. Zudem beruht das Verfahren auf der Voraussetzung, dass das ganze in den Molecularporen der Wände enthaltene Wasser in gleicher Bewegung begriffen sei und dass die verschiedenen Holzwände sich wieder gleichartig verhalten, was kaum anzunehmen ist,[1]) auch wenn man das Kernholz und gewisse, vielleicht nicht der Leitung dienende Elemente des Splintes ausschliesst. — Es ist also, wie man sieht, sehr schwierig, auch nur annäherungsweise den Querschnitt des aufsteigenden Wasserstroms zu finden.

4) Bei den bisher dargelegten Schwierigkeiten liegt es nun nahe, von der Aufsaugung gelöster Stoffe durch transpirirende Pflanzen die Lösung des Problems zu erhoffen. Da das von den Pflanzen aufgenommene Wasser ohnehin nicht reines Wasser ist, sondern die Nährstoffe des Bo-

---

1) Vergl. Wiesner: Ueber die Bewegung des Imbibitions-Wassers im Holz (1873) u. s. w. Sep.-Abdruck p. 34.

Digitized by Google

dens (wenn auch in sehr verdünntem Lösungsgemenge) mitnimmt, um sie den Assimilationsorganen, welche zugleich die Transpirationsorgane sind, zuzuführen und dieselben dort anzuhäufen, so darf man im Voraus als wahrscheinlich annehmen, dass es gelingen könne, durch gewisse Stoffe, welche man dem in die Pflanze eintretenden und in ihr aufsteigenden Wasserstrom beimengt, die Geschwindigkeit des Letzteren selbst zu bestimmen. Aber auch hier treffen wir auf Schwierigkeiten, welche die Geduld und den Scharfsinn des Beobachters oft auf eine harte Probe stellen. Da die folgenden Paragraphen einer eingehenden Prüfung dieser Schwierigkeiten gewidmet sind, so will ich dieselben hier vorläufig nur kurz andeuten.

Nehmen wir zunächst an, man habe es mit unverletzten Pflanzen zu thun, welche die dargebotene Lösung mit gesunden Wurzeln aufsaugen.

Ist nun die den Wurzeln dargebotene Flüssigkeit eine Farbstofflösung, so ist nach dem oben unter a) Gesagten fraglich, ob der Farbstoff von den Wurzeln überhaupt aufgenommen wird; und es scheint, dass diess im Allgemeinen, so lange die Wurzeln gesund sind, nicht geschieht; die Farbstoffe sind für diesen Fall also ausgeschlossen. Ebenso das schwefelsaure Anilin, da es die Wurzeln sogleich tödtet; überhaupt wird jeder Stoff auszuschliessen sein, welcher wesentlich verändernd auf die Gewebe einwirkt, da durch eben diese Veränderung die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stroms verändert werden kann. Kommt es nun also darauf an, nicht färbende und unschädliche Stoffe zu benutzen, so wären die Nahrungsstoffe der Pflanzen gewiss die geeignetsten: Kali- und Kalksalze würden unter diesen noch dazu den Vortheil bieten, spectroscopisch leicht nachweisbar zu sein; ihre Anwendung verbietet sich aber von selbst, weil sie in allen Theilen jeder Pflanze, wenn auch in kleinen Mengen, ohnehin vorhanden sind und natürlich nicht zu erkennen ist, ob das in der Pflanze nachzuweisende Salz aus der dargebotenen Lösung stammt oder an dem untersuchten Orte schon vorhanden war.

Somit bleiben als anzuwendende Stoffe nur solche übrig, die nicht in der Pflanze als gewöhnliche Nahrungsstoffe überall verbreitet und dabei doch unschädlich und leicht nachweisbar sind und von den lebenden Wurzeln leicht aufgenommen werden. Es ist nun die schätzbare Eigenschaft des Lithiums, Salze zu bilden, welche diese für uns werthvollen Eigenschaften besitzen, z. B. das salpetersaure Lithium, von dem ich unten zeigen werde, dass es den Pflanzen, in selbst beträchtlicher Menge aufgenommen, nicht schadet. Die leichte und sichere Nachweisung des Lithiums durch das Spectroskop aber war es, welche Mc Nab 1871 dazu veranlasste, ein Lithiumsalz (citronensaures) zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms zu benutzen. Diese Eigenschaften würden aber zu dem eben genannten Zweck noch nicht hinreichen, wenn

Digitized by Google

nicht festgestellt ist, dass sich das Lithium in der Pflanze mit derselben Geschwindigkeit bewegt, wie das Wasser, in welchem es gelöst ist, oder mit anderen Worten, das Lithium darf, wenn es brauchbar sein soll, von den Zellwänden und Inhalten nicht stärker angezogen werden, als das Wasser; es muss ebenso beweglich sein wie dieses; und ich werde im Folgenden Thatsachen beibringen, welch dies zu einem hohen Grade von Gewissheit erheben.

Die grosse Mehrzahl der einschlägigen Versuche ist nun aber bisher nicht an Pflanzen mit gesunden Wurzeln, sondern an abgeschnittenen Sprossen, deren Querschnitt in die fragliche Lösung tauchte, gemacht worden. In diesem Falle kommen die färbungsfähigen Gewebeschichten, zumal das Holz, mit dem gelösten Farbstoff unmittelbar in Contact und die Färbung steigt mehr und mehr in dem Holz hinauf, wie schon unter a) angegeben wurde. Es ist aber durchaus ungerechtfertigt, zu glauben, dass die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms beurtheilt werden könne aus der Länge der gefärbten Holzstrecke in dem transpirirenden Zweige. Die Färbung besteht ja eben darin, dass die Holzwände den Farbstoff aus der aufsteigenden Lösung an sich reissen, ihn festhalten und aufspeichern; dadurch wird das Lösungswasser frei und kann sich im Holz oder in anderen Geweben fortbewegen, ohne dass man es wahrnimmt. Dass dies wirklich so ist, soll im folgenden Paragraphen ausführlich gezeigt werden. Ebenso, wie zur Bestimmung der Gewebeformen, welche den aufsteigenden Strom leiten, sind daher auch die Farbstoffe zur Bestimmung seiner Geschwindigkeit untauglich. Die Frage ist nun, ob sich auch die nichtfärbenden Salze in der Pflanze ebenso verhalten. Ich werde unten zeigen, dass es von diesen zwei Gruppen giebt; nämlich solche, welche sich wie Farbstoffe verhalten, von den Holzzellen festgehalten werden, indem das Lösungswasser vorauseilt (schwefelsaures Anilin, salpetersaures Silber), und ferner solche, die von den Zellwänden nicht festgehalten werden und daher mit dem Lösungswasser emporsteigen (schwefelsaures Kupfer, Kalisalpeter, Ferrocyankalium u. a.). Es leuchtet ein, dass die Stoffe der ersten Gruppe ebensowenig wie die echten Farbstoffe dazu benutzt werden können, die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes zu beobachten; aber auch von den Salzen der zweiten Gruppe müssen diejenigen ausgeschlossen werden, welche dem Pflanzenleben unmittelbar schaden (wie das schwefelsaure Kupfer) und ebenso diejenigen, welche in der Pflanze ohnehin verbreitet sind, wie die Kaliumsalze. Die Beobachtung ergiebt nun, dass auch in dieser Beziehung der Lithiumsalpeter die erwünschte Eigenschaft besitzt, von den Zellen nicht festgehalten zu werden, das Wasser auf seinem Wege mit gleicher Geschwindigkeit zu begleiten, und dem Pflanzenleben nicht unmittelbar schädlich zu sein.

Damit ist nun aber nicht gesagt, dass es genüge, abgeschnittene

Digitized by Google

Zweige oder Blätter einfach in eine Lösung von Lithiumsalpeter zu stellen, um dann aus der Verbreitung desselben die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms während der Transpiration zu erkennen. Ganz eigenartige, erst in neuester Zeit bekannt gewordene Einrichtungen im Holzkörper können hier schwere Täuschungen veranlassen; die durch die Transpiration bewirkte Verdünnung der Luft in den Gefässen und Holzfasern bewirkt an abgeschnittenen Zweigen Erscheinungen, welche im normalen Leben der bewurzelten Pflanze gar nicht vorkommen können und mit dem in den Zellwänden des Holzes aufsteigenden Strome überhaupt nichts zu thun haben, dabei aber den Beobachter irre leiten und die Erkennung des wahren Sachverhalts oft durchaus unmöglich machen. Damit nicht genug, findet anderseits eine Verlangsamung des aufsteigenden Stromes an abgeschnittenen Zweigen statt, weil die Querschnittsfläche sich materiell verändert.

Daraus folgt nun, dass man den Lithiumsalpeter von Pflanzen mit gesunden Wurzeln aufnehmen lassen muss, um den oft genannten Zweck zu erreichen. Der Schwerpunkt der gegenwärtigen Mittheilung liegt daher in einer Reihe derartiger Versuche, welche ich im Frühjahr und Sommer 1877 mit eingewurzelten Pflanzen angestellt habe.

Vor der Mittheilung derselben mögen aber eine Reihe anderer Erfahrungen und Erwägungen hier Raum finden, durch welche die voranstehenden kritischen Bemerkungen eine festere Stütze finden.

§ 2. Verhalten färbender und nichtfärbender Lösungen in Fliesspapier.

Da nach den vorausgeschickten kritischen Bemerkungen färbende Lösungen sowohl zur Nachweisung der leitenden Gewebeformen, wie zu der der Geschwindigkeit des aufsteigenden Saftstromes unbrauchbar sind, so kommt es darauf an, sich zu vergewissern, ob eine Lösung, mit welcher man experimentiren will, die Pflanzenzellhäute färbt oder nicht. Die Färbung durch Farbstoffe beruht offenbar darauf, dass der Farbstoff von den Zellhäuten stärker angezogen wird, als von seinem Lösungswasser, dass er in Folge dessen sich in der Zellhaut relativ stärker anhäuft, als dem Quantum des mit eingedrungenen Lösungswassers entspricht. Dies kann soweit gehen, dass bei geeigneten Quantitätsverhältnissen von Farbstoff, Wasser und Zellhäuten diese letzteren den gesammten Farbstoff in sich aufnehmen und die umgebende Flüssigkeit farblos zurücklassen. Offenbar können wir uns ein derartiges Verhalten auch bei solchen Stoffen denken, welche an sich farblos sind, aber auf gewisse Zellhäute chemisch verändernd so einwirken, dass dabei eine Färbung resultirt, wofür das schwefelsaure Anilin in Berührung mit verholzten Zellhäuten ein Beispiel liefert. Aber auch diese Farbenreaction braucht nicht einzutreten und der gelöste, farblose Stoff kann doch von den Zellhäuten festgehalten wer-

Digitized by Google

den und dafür sein Lösungswasser freigeben. Da das Verhalten derartiger Stoffe dem der eigentlichen Farbstoffe durchaus entspricht, so dürfte es erlaubt sein, den Ausdruck Färbung auch auf diese Fälle auszudehnen, und jeden Stoff, der von der Zellhaut dem Wasser entzogen wird, als einen färbenden zu bezeichnen; jedenfalls gewinnt man so eine kürzere und den Hauptpunkt allein treffende Ausdrucksweise. Dem entsprechend werden gelöste Salze, welche von der Zellhaut nicht aufgesammelt, dem Lösungswasser nicht entrissen werden, als nicht färbende zu bezeichnen sein: und da nach § 1 nur solche Stoffe für die Ermittlung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Transpirationsstromes brauchbar sind, wird man experimentell festzustellen haben, ob einer gegebenen Lösung, z. B. der des Lithiumsalpeters, diese Eigenschaft der Nichtfärbung zukommt.

Der Weg, den ich zu diesem Zweck eingeschlagen habe, ist nicht neu, aber bisher nicht consequent verfolgt und die betreffenden Thatsachen nicht richtig gedeutet. Im Jahrgang 1861 (Bd. 114 p. 275) von Poggendorff's Annalen theilte Schönbein eine Reihe von Beobachtungen mit, welche er mit senkrecht aufgehängten Streifen ungeleimten Papiers in der Art gemacht hatte, dass dieselben unten eine Linie tief in eine Lösung so lange eintauchten, bis diese durch die Capillarität des Papiers einen Zoll hoch emporgestiegen war; als Versuchsflüssigkeiten dienten verdünnte Lösungen von Alkalien, Säuren, Salzen und Farbstoffen. Durch geeignete Reagentien wurde sodann erkannt, ob der gelöste Stoff mit dem Lösungswasser bis an dessen obere Grenze im Papier hinaufgestiegen sei, oder ob sich oberhalb desselben eine reine Wasserschicht gebildet habe. Unter den von ihm geprüften Stoffen zeigte nun die Mehrzahl (Kali, Natron, Baryt, Kalk, Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure, Oxalsäure, Gallussäure u. a., Eisenoxydsalze, Bleinitrat, Silbernitrat, Kupfervitriol u. a., Indigo, Hämatoxylin, Pernambukabsud) das letztere Verhalten oder, wie ich nach Obigem sagen könnte, sie erwiesen sich als »färbende« Stoffe für die Zellhäute des Papiers, das Lösungswasser wurde von ihnen befreit und eilte ihnen in den Capillaren des Papiers voraus. Ein anderes Verhalten finde ich bei Schönbein nur für die Phosphorsäure und theilweise für das Lakmus angegeben. Seine Resultate sind jedoch z. Th. ungenau und offenbar machte sich Schönbein eine unrichtige Vorstellung von dem von ihm beobachteten Vorgange, wie schon die Ueberschrift seines Aufsatzes zeigt, welche lautet: »Ueber einige durch die Haarröhrchenanziehung des Papiers hervorgebrachte Trennungswirkungen.«

Offenbar wird die Trennung des gelösten (färbenden) Stoffes von seinem Lösungswasser nicht durch Capillarität, sondern durch die Anziehung der imbibitionsfähigen Papierfasern bewirkt. Die Capillarität der Hohlräume des Papiers zwischen den Fasern bewirkt das Emporsteigen der Flüssigkeit; da aber die Wände der capillaren Hohlräume von imbibitionsfähigen Fasern gebildet sind, so durchtränken sich diese mit der

Digitized by Google

Flüssigkeit, ein Vorgang, der durchaus nicht als ein capillarer zu deuten ist[1]; diesen zwei verschiedenen Vorgängen folgt nun als dritter die Aufspeicherung des gelösten Stoffes in den imbibirten Fasern, die auch auf einer chemischen Action beruhen kann, wie bei dem schwefelsauren Anilin. Indem nun dem Lösungswasser ein Theil seiner gelösten Substanz oder die ganze Masse derselben in dieser Art durch die Papierfasern entzogen wird, wird die Lösung entweder verdünnt oder es bleibt in den Capillaren reines Wasser übrig, welches nun durch die Capillarität weiter hinaufgeführt wird. — Es ist also nicht die Capillarität, sondern die specifische Adhäsion oder chemische Anziehung des gelösten Stoffes zur Papierfaser (Zellwand), wodurch die Trennung herbeigeführt wird[2]; die Capillarität aber sorgt dafür, dass zwischen den bereits mit dem Stoff gesättigten Fasern immer wieder neue Lösung emporsteigt, die, sobald sie höher oben mit noch »ungefärbten« Fasern zusammentrifft, diese färbt und ihr Wasser in den Capillaren allein weiter steigen lässt. Es leuchtet ein, dass auf diese Weise die »gefärbte« Partie des durchtränkten Papiers sich mit zunehmender Dauer mehr und mehr erhebt, dass aber das befreite reine Wasser sich rascher in den Capillaren erhebt und dass somit die obere Grenze des farblosen feuchten Theils immer höher und höher über die obere Grenze des gefärbten emporsteigt. Je länger der Versuch dauert, desto grösser wird also der von reinem Wasser durchtränkte obere Theil des durchfeuchteten Papiers werden, wie meine Versuche zeigen. — Findet dagegen eine specifische Anziehung (Adhäsion, Färbung, chemische Verbindung) des gelösten Stoffes zur Papierfaser nicht statt, so ist gar kein Grund vorhanden, warum eine Trennung wie vorhin eintreten sollte, und die Lösung muss unverändert in den Capillaren des Papiers aufsteigen; doch scheinen auch Fälle vorzukommen, dass das Lösungswasser von dem gelösten Stoff sich nicht ganz trennt, sondern dass dieser nur zum Theil von den Fasern festgehalten wird und dass demnach die Concentration von unten nach oben im Papier stetig abnimmt.

Ich habe den Schönbein'schen Versuch in etwas abgeänderter Form vielfach angewendet, besonders um zu erfahren, ob sich das salpetersaure Lithium etwa von seinem Lösungswasser trennt, wenn es mit den Zellhäuten des Papiers in Berührung kommt, des Vergleichs wegen aber auch andere Salze und Farbstoffe herbeigezogen.

---

1) Vergl. über den Unterschied von Capillarität und Imbibition meine vorläufige Mitth. über Porosität des Holzes p. 16 ff.

2) Wenn man Streifen holzhaltigen Filtrirpapiers mit Gyps umgiesst, etwa so, dass sie aus diesem hervorragen, und dann die Gypsstücke, nachdem sie trocken geworden, in schwefelsaures Anilin stellt, so durchtränken sie sich damit, ohne dass der Gyps sich färbt, die Papierstreifen aber entziehen dem Gyps das Salz und färben sich damit gelb.

Digitized by Google

Ich verwende 3—4 cm breite, 25—30 cm lange Streifen eines ordinären Filtrirpapiers, welches sich unter dem Mikroskop als stark mit Holzzellen und Gefässtheilen gemischt erweist, daher auch mit schwefelsaurem Anilin gelb wird. Diese Papierstreifen werden zunächst mittels eines weichen Bleistifts mit einer Centimetertheilung versehen, sodann zwischen zwei etwas breitere Glasstreifen gelegt, diese mit Zwicken zusammengehalten und dann senkrecht an einem Halter befestigt, so dass der unten aus den Glasscheiben 1—2 cm weit hervorragende Papierstreif in die fragliche Lösung eintaucht, doch so, dass zwischen Lösung und Glasplatten ein Zwischenraum von 3—4 mm übrig bleibt. Man kann statt der Glasplatten auch einen engen, hohen Glascylinder verwenden, in welchen man 2—3 cm hoch Lösung giesst; der Papierstreif wird unten beschwert und oben am eingeschliffenen Stopfen des Cylinders befestigt. Beide Vorrichtungen haben nur den Zweck, die Verdunstung der im Papier capillar emporsteigenden Flüssigkeit zu verhindern oder zu mässigen. Anfangs steigt diese sehr rasch, die Geschwindigkeit nimmt aber stetig ab und wird, wenn eine Höhe von 15—20 cm erreicht ist, sehr langsam. Es ist gut, den Versuch zu unterbrechen, so lange die Bewegung noch eine ziemlich rasche ist, weil später neben der sehr langsam gewordenen capillaren Bewegung die Diffusion des gelösten Stoffes das Resultat beeinflussen könnte. Es braucht hier nur nebenbei bemerkt zu werden, dass die Geschwindigkeit des Steigens ceteris paribus von der Natur des gelösten Stoffes und der Concentration sehr merklich abhängt, was übrigens bei der hier behandelten Frage nicht weiter in Betracht kommt. Die bei meinen Versuchen angewendete Concentration betrug, wenn es sich um Farbstoffe handelte, nur ein oder einige Zehntel eines Procents, bei Salzen 1—3 Procent.

Von den sehr zahlreich angestellten Versuchen sollen hier nur einige als illustrirende Beispiele angeführt werden.

1) Färbende Stoffe, d. h. solche, welche von den Papierfasern festgehalten und dem Lösungswasser ganz oder theilweise entzogen werden; dieses steigt daher als reines Wasser (oder verdünntere Lösung) in den Capillaren des Papieres rascher empor, als die Grenze des gefärbten Theils; der farblose, durchtränkte Theil, anfangs ein schmaler Raum, wird daher immer höher, so lange die Bewegung überhaupt eine gewisse Geschwindigkeit behält.

Schwefelsaures Anilin färbt das holzhaltige Papier gelb:

	Steighöhe der Färbung	Steighöhe des Wassers
in 1 Stund.	12,8 cm	15 cm
- 2 -	15,5 -	20,3 -
- 7 -	29,5 -	35,0 -
- 24 -	44 -	55 -

Digitized by Google

Anilinblau in Wasser gelöst.

Dunkle Lösung nach $8^1/_2$ Stunden:

Steighöhe der Farbe = 12,0 cm
- des Wassers = 29,3 -

Helle Lösung nach $8^1/_2$ Stunden:

Steighöhe der Farbe = 2,7 cm
- des Wassers = 28,5 -

Indigolösung (der käufliche Teig mit Wasser verdünnt).

Dunkle Lösung nach $8^1/_2$ Stunden:

Steighöhe der Farbe = 6 cm
- des Wassers = 29 -

Helle Lösung (Conc. = $^1/_6$ der vorigen):

Steighöhe der Farbe = 8,8 cm
- des Wassers = 29,2 -

Reines indigoschwefelsaures Kalium nach 2 Stunden:

Steighöhe der Farbe = 20 cm
- des Wassers = 24 -

Salpetersaures Silber; die Steighöhe des Salzes wurde durch Aufgiessen von Kochsalzlösung auf die feuchte Partie des Papiers und den dadurch bewirkten Niederschlag von Chlorsilber bestimmt.

Nach 1 Stunde: Steighöhe des Salzes = 8,7 cm
- des Wassers = 11,0 -

Bei den bisher genannten Lösungen war die »gefärbte« Partie oben scharf abgegrenzt gegen das reine Wasser im Papier.

Bei den folgenden war dagegen die Färbung unten sehr intensiv und nahm aufwärts ab, so dass die Grenze des gefärbten und ungefärbten Theiles nur undeutlich zu erkennen war:

Essigsaures Cochenille-Extract in 22 Stunden:

Steighöhe der Färbung = 18 cm
- des Wassers = 39 -

Wässeriges Rhabarbara-Extract in 18 Stunden:

Steighöhe der Färbung = 10 cm
- des Wassers = 26 -

Wässeriges Saffran-Extract in $4^1/_2$ Stunden:

Steighöhe der Färbung = 4 cm
- des Wassers = 18 -

Wässeriges Rothholz-Extract in $4^1/_2$ Stunden:

Steighöhe der Färbung = 4 cm
- des Wassers = 22 -

2) Nicht färbende Lösungen; sie steigen unzersetzt in den Capillaren des Papiers hinauf; man findet daher mit Hilfe geeigneter Reagentien den gelösten Stoff bis an die Grenze der Feuchtigkeit im

Digitized by Google

Papier. Es ist jedoch zuweilen zu bemerken, dass die Reaction in den tieferen Theilen einen grösseren Salzgehalt ergibt, was genauer zu untersuchen bleibt. Das Reagenz wurde mit einem Pinsel aufgetragen, den man zuerst auf den nicht durchfeuchteten Theil des Papiers aufsetzte und dann in den feuchten hinabführte.

In dieser Art wurde die Nichtfärbung erkannt bei Chlornatrium mittels salpetersaurem Silber; bei Ferrocyankalium mittels Kupfervitriol; bei Kupfervitriol[1]) mittels Ferrocyankalium, nachdem die capillare Steigung im Papier 10—20 cm Höhe erreicht hatte.

Kalisalpeter wurde dadurch nachgewiesen, dass ein 2 mm breiter Querstreifen des Papiers, der die Feuchtigkeitsgrenze enthielt, verbrannt wurde; das Knistern zeigte deutlich, dass das Salz bis zur Grenze der Durchfeuchtung reichte.

Lithiumsalpeter in Lösungen von 1—10 Procent; der oberste noch durchfeuchtete Querstreifen des Papiers mit Scheere abgeschnitten (etwa 2 mm breit), wurde in die Bunsenflamme gehalten und diese mit dem Spektroskop beobachtet. Das Lithium ist jedesmal bis zur äussersten Grenze der Durchfeuchtung deutlich erkennbar; es wird also von den Papierfasern (theils verholzten, theils nicht verholzten) nicht festgehalten.

Man könnte nun gegen die Anwendbarkeit dieser Thatsachen auf die Vorgänge in der lebenden, transpirirenden Pflanze einwenden, dass in dieser die Lösungen nicht durch Capillarität emporsteigen, wie ich in meiner Mittheilung über die Porosität des Holzes gezeigt habe. Dieser Einwand wäre zutreffend, wenn es sich um die Mechanik und Geschwindigkeit des Saftsteigens handelte; damit aber haben die vorstehenden Beobachtungen nichts zu thun; sie sollen, wie erwähnt, nur darüber Auskunft geben, ob ein gelöster Stoff, speciell der Lithiumsalpeter, von den Zellwänden festgehalten wird oder nicht. Wenn nun auch die Bewegung des aufsteigenden Wasserstromes in den Holzwänden durch ganz andere mechanische Ursachen bewirkt wird, als das capillare Aufsteigen einer Lösung im Filtrirpapier, so kann doch soviel als gewiss gelten, dass ein Stoff, der von den Papierfasern der capillar emporsteigenden Lösung entzogen oder nicht entzogen wird, sich ebenso verhalten muss, wenn er im Innern der Zellwände einer transpirirenden Pflanze sich fortbewegt; während die Lösung zwischen den Zellhautmolekülen emporsteigt, kann der gelöste Stoff mit diesen sich verbinden und das frei gewordene Wasser weiter steigen; oder die Trennung findet nicht statt und die Lösung bewegt sich in toto zwischen den Molekülen weiter. Eine, wenn auch nur indirecte Bestätigung findet diese naheliegende Folgerung im folgenden Paragraphen.

---

1) Schönbein's Angabe betreffs des Kupfervitriols ist unrichtig.

Digitized by Google

§ 3. Beweglichkeit und Unschädlichkeit des Lithiumsalpeters in der lebenden Pflanze.

Wenn das salpetersaure Lithium von den Zellwänden, in denen es emporsteigt, nicht festgehalten wird, so muss es unter sonst gleichen Umständen in gegebener Zeit bis zu einer grösseren Höhe in der transpirirenden Pflanze gelangen, als ein Stoff, welcher die Zellwände färbt, d. h. von diesen stärker als vom Wasser angezogen wird. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt schon die Erfahrung, dass mit färbenden Lösungen bisher überhaupt niemals so grosse Werthe für die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes gewonnen worden sind, wie diejenigen, welche ich an eingewurzelten Pflanzen mit Lithiumsalpeter erhalten habe. Ein speciell zu diesem Zweck angestellter Versuch beweist dies ebenfalls. Zwei vorjährige Zweige von Salix fragilis waren im April in eine wässerige Nährstofflösung gestellt worden, wo sie ein mächtiges, aus mehreren Hundert Wurzeln bestehendes Wurzelsystem entwickelten, während aus den Knospen bis zum 23. Juni jeder Zweig ungefähr 200 Blätter entfaltete. Die beiden Zweige waren einander in jeder Beziehung so gleich als möglich. Am genannten Tage wurden sie aus der Nährstofflösung genommen und der eine in 1 procentige Lösung von Lithiumsalpeter, der andere in eine solche von schwefelsaurem Anilin gesetzt, wo sie vor einem Südfenster (bei 23° C., wenig Sonne und Wind) der Transpiration unterworfen waren und die dargebotene Flüssigkeit aufsogen. Nach genau zwei Stunden wurden sie herausgenommen und die Zweige ein Stück oberhalb der Wurzelansätze abgeschnitten, der Lithiumspross in kleine Stücke zerlegt, um spektroskopisch untersucht zu werden; der Anilinspross der Länge nach zerspalten.

Das Resultat war nun, dass die durch das schwefelsaure Anilin bewirkte Gelbfärbung des Holzes nur bis 70 cm hoch hinaufreichte, während im anderen Zweig das Lithiumsalpeter bis an die Enden aller Seitenzweige und zum Gipfel des Hauptsprosses, d. h. im Maximum bis 170 cm hoch gestiegen war. Das mit schwefelsaurem Anilin durchtränkte Wurzelsystem erwies sich, obgleich es nach dem Versuch abgewaschen worden war, am nächsten Tage als völlig abgestorben. — Das mit Lithium durchtränkte Basalstück des anderen Sprosses war nach dem Versuch ebenfalls in Brunnenwasser gestellt worden. Die Wurzeln blieben hier ganz gesund und aus dem Aststutzen desselben entwickelten sich nunmehr neue Seitenzweige mit gesunden Blättern. Nach 16 Tagen wurden nun alle Theile spektroskopisch untersucht, wobei sich zeigte, dass die Wurzeln gar kein Lithium mehr enthielten; im Holz der Aststutzen waren nur noch Spuren davon; dagegen fand es sich in beträchtlicher Menge in den neuen Blättern und Zweigaxen.

Offenbar war das früher aufgenommene Lithium mit dem aufsteigen-

Digitized by

den Wasserstrom aus den Wurzeln und den unteren Holztheilen zu den transpirirenden neuen Blättern hinaufgewandert, gewissermassen fortgewaschen worden. Der Lithiumsalpeter verhält sich in dieser Beziehung ganz so, wie die mineralischen Nährstoffe der Pflanze, die ja unter denselben Umständen, wie sie der Versuch darbot, ebenfalls aus den älteren Theilen in die neu sich entfaltenden übergehen.

Die noch weiter aus dem Versuch hervorgehende Erfahrung, dass das salpetersaure Lithium keinerlei schädliche Einwirkung auf Leben und Wachsthum ausübte, findet ihre Bestätigung in zahlreichen anderen Versuchen, welche weiter unten beschrieben werden sollen. In Töpfen cultivirte Pflanzen der verschiedensten Art, deren Erde mit einer Lösung von Lithiumsalpeter begossen wird, nehmen ihn binnen wenigen Stunden in alle ihre Theile auf und leben dann entweder ganz ungestört fort (Podocarpus macrophylla, Tabak u. s. w.), oder die Laubblätter werden nach einiger Zeit braunfleckig oder sterben ganz ab (Musa sapientum), offenbar jedoch nur in Folge der übermässigen Anhäufung des Lithiums in ihnen, welche eben dadurch bewirkt wird, dass der aufsteigende Strom nach den Transpirationsflächen hingeht, dort verdunstet und das Lithium zurücklässt, welches sich hier mehr und mehr anhäuft, wie es ja auch die mineralischen Nährstoffe thun. Dass diese Erklärung die richtige ist, folgt daraus, weil die später aus den Knospen derartiger Pflanzen sich entfaltenden Zweige sich ganz gesund zeigen, obgleich sie in allen Theilen deutlichste Lithiumreaction zeigen. Ein besonders lehrreiches Beispiel lieferte eine Tabakspflanze (Nicotiana Tabacum), welche vor der Entfaltung des Blüthenstandes am 30. Juni (im Garten stehend, aber im Topf cultivirt) mit 1,5 Liter einer 3procentigen Lösung von Lithiumsalpeter begossen wurde. Am 8. Juli waren alle Theile der Pflanze so stark mit Lithium beladen, dass sie, in die Bunsenflamme gehalten, diese sofort tief roth färbten; auch die Kelche und Corollen der unterdessen entfalteten Blüthen enthielten Lithium. Die Pflanze lebt noch jetzt (am 20. November); ihre alten Blätter sind zwar braunfleckig, z. Th. verdorben; aber neue Sprosse haben sich unterhalb des reifen Fruchtstandes entwickelt, deren Blätter und Axentheile viel Lithium enthalten, ohne irgend eine Spur von Krankheit zu zeigen. Die Fruchtkapseln enthalten Lithium, die Samen, wie es scheint, nicht.

Das Lithium schadet also nur dann, wenn es sich in allzugrosser Quantität in einzelnen Theilen, zumal den Blättern, anhäuft, was ja auch von den Nährstoffen der Pflanzen gilt.

Die leichte Beweglichkeit des Lithiumsalpeters in sämmtlichen Geweben der lebenden Pflanzen, nicht blos im Holz, wird ferner dadurch bewiesen, dass dieses Salz aus dem Holz in Rinde und Epidermis hinüber geht, dass es sich aus unverletzten Blättern leicht auswaschen lässt und dass es ebenso von unverletzten Blättern leicht aufgesogen wird.

Digitized by Google

Dass die im Holz aufsteigenden Lösungen quer einwärts ins Mark und auswärts in die Rinde übertreten können, wurde schon oben bezüglich des schwefelsauren Anilins bewiesen; in diesem Fall war der Beweis jedoch nur dann möglich, wenn in Mark oder Rinde zufällig verholzte, färbungsfähige Zellen liegen; diese Beschränkung fällt bei dem Lithiumsalpeter weg, bei welchem man dafür wieder die Schärfe der mikroskopischen Nachweisung entbehrt. — Eine in sehr grossem Topf und im Freien erwachsene Pflanze von Helianthus annuus wurde am 5. August um 11 Uhr Vormittag dem Versuch unterworfen, indem circa 1 Lit. einer 2procentigen Lithiumsalpeterlösung auf die Erde des Topfes gegossen wurde. Nach 5 Stunden waren alle Theile des Stammes und der Blätter lithiumhaltig. Die Pflanze wurde nun zerlegt und constatirt, dass sich das Lithium mit grösster Deutlichkeit in abgezogenen Epidermisstreifen des Stammes und der Blattstiele befindet, denen noch eine dünne Lage des Collenchyms anhängt. Parenchymstreifen, mitten aus dem Mark herausgeschnitten, enthielten noch nichts; offenbar, weil das Lithium in das Mark nur durch langsame Diffusion eindringen kann, wogegen seine Bewegung nach der Epidermis hin durch die Verdunstung an der Oberfläche unterstützt wird. Es konnte übrigens auch vermuthet werden, dass das Lithium in den Bast- und Collenchymschichten selbst direct von unten her aufgestiegen sei. Dass jedoch die Querleitung der im Holz aufgestiegenen Lösung zur Erklärung genügt, zeigen andere Versuche, wo 40—50 cm hoch über der Basis des Stammes ein Rindenring weggenommen wurde; das an dieser Stelle völlig entblösste Holz wurde sogleich mit Stanniol sorgfältig umwickelt. Findet sich nun Lithium oberhalb der Ringwunde in Rinde und Epidermis, so kann es nur durch Querleitung vom Holz aus dahin gekommen sein. Solche Versuche wurden mit mächtigen, circa 2 m hohen Stämmen von Cannabis sativa und Nicotiana Tabacum angestellt, die, im Garten erwachsen, über der Erde abgeschnitten und einige Centimeter tief in eine 3procentige Lithiumlösung gestellt wurden. Nach einigen Stunden war Lithium in Bast und Epidermis über der Ringelung leicht nachzuweisen [1].

Dass das Lithiumsalz bis in die Epidermis, und zwar bis in die äusseren Wände derselben und sogar bis in die Cuticula eindringt, kann man durch Auswaschung des Salzes constatiren. Hat man von bewurzelten oder abgeschnittenen Pflanzen Lithiumsalpeter so lange aufnehmen lassen, bis die Blätter starke Flammenreaction zeigen, schneidet man dann

---

1) Mc Nab (in Transact. of the royal Irish Acad. 1875. XVIII. p. 570) konnte in der Rinde eines ähnlich behandelten, aber nicht geringelten Astes von Prunus laurocerasus kein Lithium finden. Vielleicht ist das von ihm angewandte citronensaure Lithium weniger beweglich, oder die Verdunstung an der Oberfläche des dreijährigen Astes war zu gering, um in der kurzen Versuchszeit die Lithiumlösung vom Holz aus quer in die Rinde zu ziehen.

Digitized by Google

10—15 Blätter mit den Stielen ab und steckt sie umgekehrt, so dass die Stiele herausragen, in Wasser, dessen Volumen etwa das 20—30fache der Blätter beträgt, so findet man nach 1—3 Stunden das Lithium im Wasser, zuweilen soviel, dass es in dem grossen Wasserquantum unmittelbar nachweisbar ist oder doch so, dass dies nach dem Eindampfen gelingt. Diese Versuche wurden mit Blättern von Nicotiana Tabacum, Helianthus annuus, Ricinus, Cannabis, Dictamnus und anderen Arten gemacht. Zur Nachweisung des Lithiums im Wasser genügt es, einen lithiumfreien Streifen Filtrirpapiers damit zu befeuchten und diesen vor dem Spektroskop in der Bunsenflamme zu verbrennen. Umgekehrt ist die unverletzte Epidermis der Blätter auch im Stande, Lithiumsalpeter aufzusaugen, von wo aus er sich sodann in der Pflanze weiter verbreitet. Belaubte, ganz frische Zweige von Vitis vinifera, Spiraea sorbifolia u. a. wurden mit ihrem mittleren Theile in ein mit 2procentiger Lithiumlösung gefülltes Gefäss so hinabgebogen, dass drei bis vier der mittleren Blätter in die Lösung tauchten, während die älteren und jüngeren Blätter (mit dem Gipfel) frei in die Luft ragten und transpirirten. Das Lithium fand sich nach einigen oder mehreren Stunden sowohl in den älteren als jüngeren Theilen, d. h. es war von den aufsaugenden Blättern sowohl basalwärts wie gipfelwärts im Stamm vorgedrungen und von da in die transpirirenden Blätter gelangt. Uebrigens ist es nicht die ganze Blattoberfläche, durch welche das Lithiumsalz eindringt, sondern nur die Oberflächen der Nerven, wie daraus hervorgeht, dass nur diese von der Flüssigkeit benetzt werden, wogegen die übrigen Oberflächenräume unter dem Wasser mit einer Luftschicht bedeckt bleiben, und bei dem Herausheben aus der Flüssigkeit trocken sind[1]. Das Lithium fand sich bei Vitis nach 15 Stunden in Theilen des Sprosses, welche 40 cm weit vom Niveau der Lösung entfernt waren; bei Spiraea nach 1 Stunde in Theilen, welche 13 cm vom Niveau abstanden, nach 5 Stunden bereits in 56 cm Entfernung.

§ 4. Untauglichkeit abgeschnittener Sprosse zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes.

Die grosse Mehrzahl der seit Hales zur Bestimmung der Geschwindigkeit des im Holz aufsteigenden Stromes transpirirender Pflanzen unternommenen Versuche, wurde mit abgeschnittenen Zweigen gemacht, in der stillschweigenden Voraussetzung, dass die in Wasser oder wässrige Lösungen eintauchende und aufsaugende Schnittfläche sich ebenso verhalte, wie die Oberfläche der Wurzel; denn nur unter dieser Voraussetzung

1) So verhalten sich Blätter von im Freien erwachsenen Pflanzen; haben die Pflanzen dagegen längere Zeit im Gewächshaus verweilt, so pflegen sich die eingetauchten Blätter, wenn sie nicht dicht behaart oder mit dicken Wachskrusten versehen sind, sofort vollständig zu befeuchten.

Digitized by Google

haben jene Versuche überhaupt einen vernünftigen Sinn. Diese Voraussetzung aber ist falsch; und zwar aus zwei Gründen:

1) weil die querdurchschnittenen, saugenden Holzzellwände sich rasch verändern und dann weniger Wasser leiten, als sie im unverletzten Zustande des Stammes thun würden, und

2) weil die verdünnte Luft in den Gefässen und Holzfasern abgeschnittener Sprosse Erscheinungen hervorruft, welche an der unverletzten Pflanze nicht eintreten können, so lange sie lebhaft transpirirt.

Die unter 1) genannte Thatsache würde, wenn sie allein vorhanden wäre, bewirken, dass die an abgeschnittenen Sprossen beobachteten Steighöhen zu klein gefunden werden; die unter 2) angeführte dagegen würde für sich allein im Allgemeinen eine viel zu grosse Steighöhe ergeben. Da nun, wenn man mit abgeschnittenen Sprossen experimentirt, gewöhnlich beide Fehlerquellen gleichzeitig wirksam sind, ohne dass sie sich quantitativ abschätzen lassen, so ist das erhaltene Resultat betreffs der normalen Steighöhe durchaus unklar. Es kann dabei geschehen, dass gelegentlich die beiden Fehlerquellen einander aufheben; das ist aber ein Zufall und man weiss nicht, ob er bei einem Experiment eingetreten ist oder nicht.

Speciell bei den von Mc Nab und Pfitzer mit Lithiumsalzen gemachten Versuchen trifft das soeben Gesagte zu, weshalb ich es mit besonderer Rücksicht auf diese noch näher begründen will.

Die alltägliche Erfahrung lehrt, dass abgeschnittene, wenn auch mit kräftigem Holz versehene[1]) Sprosse, welche man in Wasser gestellt hat, nach einigen Stunden oder Tagen, je nach der Natur der Pflanze, ihre Blätter welken, schliesslich abfallen lassen, und selbst bei solchen Arten, wo dies erst nach vielen Tagen geschieht, kann man sich durch Notirung der täglich aufgesogenen und verdunsteten Wassermengen überzeugen, dass dieselben täglich kleiner werden, wie ich schon 1856 (Flora 1856 p. 613) mitgetheilt habe. Es ist nicht nöthig, hier auf die Ursache dieser Erscheinung einzugehen; für unseren Zweck genügt die Thatsache selbst; sie deutet darauf hin, dass die Saugung abgeschnittener Sprosse schon unmittelbar nach dem Abschneiden kleiner sein muss, als an der unverletzten Pflanze, oder mit anderen Worten, die Geschwindigkeit der durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserströmung ist geringer in einem Querschnitt, der in Wasser taucht, als in demselben Querschnitt, der noch mit dem übrigen Holz der unverletzten Pflanze sich in continuo befindet.

Ueber die durch die Druckverminderung der in Gefässen und Holzzellen enthaltenen Luft hervorgerufenen Fehler habe ich mich in meiner

---

1) Es ist nicht nöthig, hier auf das rasche Welken noch unverholzter Sprosse zurückzukommen.

Digitized by Google

vorläufigen Mittheilung »über die Porosität des Holzes« (1877) bereits ausgesprochen; zur Vereinfachung der weiteren Darstellung erlaube ich mir, das dort Gesagte hier zu wiederholen.

»Dass die in den Holzzellen (und Gefässen) enthaltene Luft in Folge der Transpiration verdünnt sein muss, wurde von mir und Anderen schon früher hervorgehoben. Kürzlich hat nun v. Höhnel[1]) gezeigt, dass die Verdünnung in den Gefässröhren der Laubhölzer eine sehr beträchtliche sein könne. Er schnitt transpirirende Sprosse unter Quecksilber ab und fand, dass dieses sofort viele Centimeter weit in die Gefässe, sowohl aufwärts wie abwärts eindrang, so dass, wenn man den von ihm gemessenen Capillarwiderstand der Gefässöffnungen für Quecksilber in Rechnung bringt, die Spannung der Gefässluft bei

Quercus pedunculata . .	24,5	cm	Quecksilber
Aesculus Hipocast. . . .	37	-	-
Syringa vulgaris	24	-	-
Ulmus camp.	20	-	-
Helianthus annuus . . .	46	-	-

betrug, statt 76 cm Quecksilberdruck. Wenn nun vermöge dieser starken Druckverminderung der Gefässluft das Quecksilber bis 20, selbst 38 cm tief in die Gefässe eindringt, so muss Wasser oder eine wässrige Lösung unter gleichen Umständen in sehr kurzer Zeit noch viel tiefer eindringen, wenn auch nicht gerade im Verhältniss der specif. Gewichte (1 : 13,6), da die Reibung an den Gefässwänden u. a. in Betracht kommt. Eine Reihe von Versuchen, welche ich unmittelbar nach Empfang der genannten Abhandlung v. Höhnel's mit einer Lösung salpetersauren Lithiums (1 %) unternahm, bestätigt diese Folgerung in ganz überraschender Weise; obgleich die verwendeten Pflanzen bei trübem Wetter nur im geheizten Laboratorium transpiriren konnten.

Ein sehr grosses Exemplar von Montanoa heracleifolia wurde aus dem Warmhaus in das Laboratorium gestellt und nach 6 Stunden bei 17—18° C. ein stark belaubter, etwa ein Meter langer Spross an seiner unteren Partie in eine Schüssel mit Lithiumlösung hinabgebogen und dort durchschnitten. Die Schnittwunde des distalen Endes blieb nicht ganz eine Minute in der Lösung, wurde dann sofort unter dem Wasserlauf abgespült und 50 cm oberhalb der Spross durchschnitten; dies Alles dauerte etwa 10 Sec. Die spektroskopische Prüfung ergab nun 50 cm über dem ersten Schnitt die deutlichste Lithiumreaction. Unmittelbar darauf

1) Franz v. Höhnel: Ueber den negativen Druck der Gefässluft; Dissertation, Wien 1876. — Meine in der »Experimentalphysiologie« (1865 p. 260, 261) gemachten Angaben über Luftverdünnung im Holz würden betreffs der Erklärungsargumente einiger Berichtigungen bedürfen, die hier jedoch entbehrlich sind. Ich verweise ferner auf meine »Geschichte der Botanik« p. 524.

Digitized by Google

wurde auch der Gipfel geprüft, in welchem sich das Lithium bis 80 cm über dem Schnitt, d. h. bis in die halbwüchsigen jungen Internodien unter der Knospe nachweisen liess.

Gleiche Versuche mit Malva silvestris (Stamm) und einem Blattstiel von Livistona sinensis ergaben, dass die Lithiumlösung in einer Minute bis 50 resp. 45 cm gestiegen war.

v. Höhnel hat (l. c.) ferner gefunden, dass auch bei solchen Sprossen, die man in Luft abgeschnitten und einige Zeit hat liegen lassen, das Quecksilber noch in die Gefässe eine kleinere Strecke weit emporsteigt, wenn man das untere Ende sodann unter Quecksilber abschneidet. Dem entspricht folgender von mir gemachter Versuch: ein etwa 1 Meter langer Spross von Nerium Oleander war in Luft abgeschnitten, dann seine Schnittstelle benetzt und mit einem engen Glasrohr verbunden und dieses in Wasser gestellt worden, um zu sehen, ob die Luft im Rohr sich verdünnen würde; dies geschah nicht. Nach 24 Stunden wurde von dem kaum gewelkten Spross das untere 7 cm lange Stück unter Lithiumlösung abgeschnitten; nach 1 Minute langer Saugung fand ich 30 cm über dem Schnitt deutliche Lithiumreaction. Ein anderer in Wasser gestandener Oleanderspross wurde einfach unten abgetrocknet und 1 Minute lang in Lithium gestellt; dieses liess sich dann nur bei etwa 5 mm über der Schnittfläche nachweisen.

Diesen Versuchen entsprechen die von Mc Nab und Pfitzer angestellten. Mc Nab schnitt die Sprosse in Luft ab und stellte sie dann in Lithiumlösung; Pfitzer schnitt sie in Luft oder unter Wasser ab und brachte sie dann in Lithiumlösung. Mc Nab[1]) fand, dass das Lithium nach 20 Minuten bis 13,5 Zoll hoch gestiegen war, Pfitzer berechnet aus seinen wenige Minuten dauernden Versuchen, dass die Geschwindigkeit der Lithiumlösung pro Stunde bis über 22 Meter betrage.

Es ist jedoch ersichtlich, dass es sich bei diesen Versuchen nicht um die in den Zellwänden aufsteigende Wasserbewegung normal vegetirender Pflanzen handelt, sondern um ein plötzliches Hineinstürzen der Flüssigkeit in die luftverdünnten Räume der Gefässe, welches in kurzer Zeit vollendet ist und nicht in dieser Weise fortdauert, daher auch nicht pro Stunde berechnet werden darf. Durch derartige Versuche kann also die Geschwindigkeit des Wasserstromes in den Zellwänden einer transpirirenden Pflanze nicht gemessen werden.

Es leuchtet ein, dass die entsprechenden Versuche mit Coniferenzweigen geringere »Geschwindigkeiten« ergeben müssen. Sie enthalten nur in der Markkrone Gefässe und zwar sehr enge, deren grosser Reibungswiderstand der aufsteigenden Lithiumlösung ein beträchtliches Hinderniss entgegensetzt. Was die Holzzellen des secundären Holzes be-

1) Transact. of royal Irish Acad. Vol. XXV. 1874. p. 355.

Digitized by Google

trifft, so enthalten diese in der lebenden Pflanze Luftblasen, deren Druck geringer ist, als der der Atmosphäre. Da nun die Zellwände des Holzes, wie sich oben zeigte, auch bei sehr geringem Drucke noch Wasser schnell durchlassen, so wird, wenn man einen transpirirenden Coniferenzweig unter Lithiumlösung abschneidet, diese auch in das Holz bis zu gewisser Höhe eindringen. Ferner kommen hier die oben nachgewiesenen Luftwege an der Herbstholzgrenze der Jahrringe in Betracht. Diesen Erwägungen entsprechen die Resultate, die ich mit Pinus Coulteri (Hauptstamm), Pinus Brutia und Cryptomeria japonica (Aeste) erhielt. Die Bäume wurden aus dem Gewächshaus in das Laboratorium gestellt und denselben Bedingungen wie die früher genannten Pflanzen ausgesetzt. In 1 Minute nach Durchschneidung unter Lithiumlösung liess sich das Metall nachweisen:

bei Pinus Brutia im äusseren und mittelbaren Holz 9—10 cm hoch; in der Markkrone 15 cm;

bei Cryptomeria im Holz 5—6 cm hoch, in der Markkrone 6—7 cm hoch.

Pinus Coulteri war nach der Durchschneidung 8 Minuten lang in Lithium geblieben, dieses fand sich dann 25 cm hoch über dem Schnitt im Holz.«

Diese Bemerkungen, soweit sie PFITZER's Angaben betreffen, waren hervorgerufen durch eine vorläufige Mittheilung desselben vom Jahre 1875; PFITZER's ausführliche Publication »über die Geschwindigkeit der Wasserströmung in der Pflanze«, erschien zwar erst später (im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI 1877), als meine cit. Schrift, war aber schon vor deren Erscheinen geschrieben, so dass die von mir aufgedeckte Fehlerquelle in PFITZER's ausführlicher Arbeit keine Berücksichtigung mehr finden konnte. PFITZER sah sich daher veranlasst, in einer besonderen Schrift: »Bemerkungen über die Wasseraufnahme abgeschnittener Pflanzentheile« (Verh. des Heidelberger naturhistorischen medizinischen Vereins n. F. Bd. I) seine eigenen Versuche einer Kritik zu unterwerfen, durch welche er selbst eine Reihe derselben (die Versuche 10—15, 19—20 seiner Hauptarbeit) als solche anerkennt, die keine Auskunft über die normale Bewegung des aufsteigenden Stromes geben können; die Zweige waren in Luft abgeschnitten und nach kurzer Zeit in die Lithiumlösung gestellt worden, wo sie nur einige Minuten blieben. Es ist lehrreich zu beachten, dass diejenigen Versuche die grössten (berechneten) Steighöhen von 12,6—33 m pro Stunde ergeben, bei welchen (wie Nr. 19 und 20) die Schnittfläche nur 1—2 Minuten eintauchte, wogegen bei 10 Min. langer Saugung die Berechnung nur 2,7—6,4 m pro Stunde ergibt. Dieses Ergebniss erklärt sich wohl einfach daraus, dass die Gefässluft im Moment des Eintauchens noch Minderdruck hatte, dass somit die Lösung in die

Digitized by Google

Gefässe hineingepresst wurde; das dadurch hervorgerufene Aufsteigen des Wassers in den Gefässen musste jedoch von Minute zu Minute langsamer werden, also bei Berechnung auf die Stunde um so kleinere Werthe ergeben, je länger die Saugung gedauert hatte.

Pfitzer glaubt, dass diejenigen seiner Versuche, wo die Sprosse unter Wasser abgeschnitten und dann in Lithiumlösung gestellt wurden, befriedigende Resultate ergeben haben müssen, weil der Minderdruck der Gefässluft in diesem Falle bereits ausgeglichen gewesen sei, bevor die Sprosse in Lithium gestellt wurden. Das Letztere ist jedoch nicht bewiesen, und wenn es auch so wäre, so ist doch zu beachten, dass die mit Wasser injicirten Gefässe bei der darauf folgenden Aufsaugung des Lithiums abnorme Erscheinungen hervorrufen mussten. Ich werde sogleich zeigen, wie ganz unerwartet diese Verhältnisse in abgeschnittenen Sprossen sich gestalten; ich stimme daher, obgleich mit einigen weiteren Punkten von Pfitzer's Kritik nicht einverstanden, doch darin mit ihm ganz überein, wenn er am Schluss seiner Kritik es zugibt, dass die an abgeschnittenen Sprossen beobachteten Erscheinungen nicht ohne Weiteres zur Beurtheilung der Vorgänge in der unverletzten Pflanze benutzt werden können. In wie hohem Grade dies der Fall ist, werden folgende Beobachtungen zeigen.

Im Anschluss an die weiter oben angegebenen Versuche über das Eindringen von Lithiumlösung in die Gefässe transpirirender Sprosse, wenn diese in der Lösung untergetaucht durchschnitten werden, führe ich hier noch einige weitere Ergebnisse an, welche unter günstigeren Transpirationsbedingungen in freier Luft gewonnen wurden. Nach dem Durchschneiden des Stengels blieb der Querschnitt des Gipfelendes jedesmal genau 1 Minute in der 1procentigen Lösung, deren Steighöhe dann durch spektroskopische Beobachtung bestimmt wurde, nachdem der aus der Lösung herausgehobene Spross in kurze Stücke zerschnitten war.

An einem wenig warmen Augusttage (dem 29.) stieg die Lithiumlösung in eine 3 Meter lange Weinrebe in 1 Minute 95 cm hinauf.

In einen mächtigen Kürbisstamm von circa 4 m Länge stieg sie 264 cm in 1 Minute, d. h. bis in die Nähe der Gipfelknospe, wo die Gefässe wohl noch nicht fertig ausgebildet waren. — Bei einem andern Kürbisstamm stieg sie 215 cm; ein 150 cm langer Gipfeltheil blieb dabei noch frei von Lithium.

Am 16. April wurden ebenso von einigen Sträuchern Zweige unter Lithiumlösung abgeschnitten bei trockenem, windigem Wetter um 5 Uhr Abends: das Lithium stieg in 1 Minute bei Philadelphus coronarius bis 66 cm, bei Ribes sanguineum 67 cm, bei Lonicera xylosteum bis 80 cm.

Eine der merkwürdigsten an abgeschnittenen Aesten zu beobachtende Erscheinung ist die, dass in ihren Gefässen sich die gewöhnliche Luftverdünnung wiederherstellt, nachdem sie längere Zeit mit der At-

Digitized by Google

mosphäre in Berührung gewesen und dann längere Zeit in Wasser gestanden haben, wie folgende Erfahrungen beweisen. Am 15. September hatte ich im Garten 130—150 cm lange, belaubte Aeste abgeschnitten und die Schnittflächen circa 10 Minuten mit der Luft in Berührung gelassen: dann wurden sie in Wasser gestellt und 48 Stunden lang der Saugung und Transpiration überlassen. Nach dieser Zeit nahm ich je einen der Aeste aus dem Wasser, so dass die Schnittfläche nass blieb und beugte einen um 50—60 cm höher liegenden Theil in eine Schüssel mit Quecksilber, unter welchem der Ast nun durchschnitten wurde; die Schnittfläche des aufrecht gehaltenen Gipfeltheils blieb 1 Minute in Quecksilber, dann wurde der Ast gespalten und in verschiedenen Höhen Längs- und Querschnitte gemacht. Die Gefässe der 5—6 cm über der neuen Schnittfläche liegenden Partien waren sämmtlich voll Quecksilber; bei Amorpha fruticosa reichte es aber in vielen Gefässen bis 16 cm., bei Spiraea sorbifolia bis 9 cm hinauf, bei Quercus robur bis 10 cm. Selbst wenn die 10 Minuten lange Berührung der durchschnittenen Gefässe mit der Luft noch nicht hingereicht hätte, die Druckdifferenz auszugleichen, so hätte dies doch, wie man glauben durfte, durch die lange Zeit andauernde Möglichkeit der Wasseraufnahme geschehen müssen. Auch ist die Annahme kaum auszuschliessen, dass dies für einige Zeit wirklich stattgefunden hat, dass später aber oberhalb der in den Gefässen stehenden Wassersäule wieder Luftverdünnung eingetreten ist. Das Zustandekommen derselben wird vielleicht verständlich, wenn man annimmt, dass das in den Gefässen aufgestiegene Wasser von den umliegenden Holzzellen rasch aufgesogen wird und zu den Blättern emporsteigt, und dass auf diese Weise den Gefässen das Wasser rascher entzogen wird, als es in ihnen aufsteigen kann, was bei dem geringen Durchmesser der Gefässe sehr wohl denkbar ist, um so mehr, als diese durch das in ihnen aufsteigende Wasser auf eine noch unbekannte Art mehr oder weniger verstopft werden; wie aus der von RAUWENHOFF (Verslagen en Meded. den Konikl. Akad. 2de Reek Deel II 1868) festgestellten Thatsache hervorgeht, dass die Filtration von Wasser durch gefässhaltiges Holz mit der Zeit immer langsamer wird.

Wie bei den eben genannten Versuchen die Luftverdünnung in den unten durch Wasser abgeschlossenen Gefässen durch Quecksilber nachgewiesen wurde, so lässt sie sich auch durch Lithiumlösung ersichtlich machen. Ein daumdicker Ast von Aesculus Hippocastanum war vor der Knospenentfaltung Ende März in Wasser gestellt worden, wo sich binnen 3 Wochen seine Blätter entfalteten. Der Ast wurde nun etwa 30 cm oberhalb des alten Querschnitts unter Lithiumlösung durchschnitten und nach 1 Min. dauernder Saugung konnte das Lithium 1 m hoch über der neuen Schnittfläche nachgewiesen werden. Ebenso wurde ein Ast von Populus fastigiata, der nur 24 Stunden nach dem Abschneiden in Luft in Wasser

Digitized by Google

gestanden hatte, behandelt und das Lithium fand sich nach 1 Min. Verweilens der Schnittfläche in der Lösung bis zu 80 cm hoch im Holz (21. Juni 22° C.). Aehnliche Resultate erhielt ich an anderen Aesten; in manchen Fällen aber ist die Steighöhe bei ganz gleicher Behandlung an denselben Pflanzen sehr gering, nur einige Centimeter.

Diese Versuche widersprechen nun der Annahme Pfitzer's, dass bei unter Wasser abgetrennten, dann eine Stunde in Wasser belassenen Zweigen der Minderdruck der Gefässluft »längst ausgeglichen« sein müsse und der von ihm weiterhin gemachten Annahme, »dass die Erfüllung der Gefässe mit Wasser bei unter Wasser abgeschnittenen Pflanzentheilen sich erhält, so lange sie transpiriren«; die directe Beobachtung zeigt gerade das Gegentheil.

Dagegen kann man allerdings mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, dass an abgeschnittenen, längere Zeit in Wasser gestandenen Sprossen, deren Gefässe sich unten verstopft haben und oben wieder mit verdünnter Luft gefüllt sind, sich ein der unverletzten Pflanze ähnlicher Zustand hergestellt hat und dass ein solcher Spross, aus dem Wasser in Lithiumlösung gestellt, eine Steighöhe desselben ergeben kann, welche der eingewurzelten Pflanze mehr oder weniger ähnlich ist. Der Querschnitt mit seinen verstopften Gefässen entspräche dann gewissermassen der porenfreien Wurzeloberfläche. Dabei kommt nun aber die oben zuerst genannte Fehlerquelle in Betracht, dass nämlich das Leitungsvermögen des Querschnitts nach der Abtrennung von der Pflanze rasch abnimmt.

Unter diesem Gesichtspunkt mögen folgende Versuche von einigem Interesse sein, besonders wenn man sie mit den in § 5 beschriebenen vergleicht.

Am 21. Juni war ein fingerdicker, reichbelaubter Ast von Juglans regia in Luft abgeschnitten und dann in Wasser gestellt worden; nach 24 Stunden wurde er einfach aus dem Wasser gehoben und sogleich in Lithiumlösung gesetzt; nach 1 Stunde war bei sehr günstigen Transpirationsbedingungen das Lithium 102 cm hoch gestiegen.

Ein ebenso angestellter Versuch mit einem grossen reichbelaubten Aste von Ailanthus glandulosa ergab (ebenfalls am 22. Juni) nach einstündigem Verweilen in Lithiumlösung eine Steighöhe von 125 cm.

Am 12. August wurde derselbe Versuch mit einem daumendicken, 20 grosse Blätter tragenden Aste von Juglans regia wiederholt (Sonne und 22° C. bei offenem Fenster), nachdem er 16 Stunden in Wasser gestanden; das Lithium stieg hier in 1 Stunde nur 22 cm hoch.

Ein 2 m hoher, mit 4 grossen Blättern versehener Stamm von Chamaedorea Karwinskiana war in Luft abgeschnitten und dann 1 Stunde ohne Wasserzutritt liegen geblieben; darauf liess man ihn 6 Stunden lang

Digitized by Google

Wasser saugen; aus diesem sofort in Lithiumlösung gestellt (22—24° C.), stieg diese in 2 Stunden 87 cm (also pro Stunde 43,5 cm) hoch; in den Blättern fand ich kein Lithium.

Bei diesen Aesten hatte, wie gesagt, ein gewisser Gleichgewichtszustand Platz greifen können, bevor sie in die Lithiumlösung tauchten; die Steighöhen in je einer Stunde sind dementsprechend viel kleiner als selbst die kleinsten von Pfitzer an Sprossen gefundenen, welche nur kurze Zeit vor dem Eintauchen in Lithium mit Luft am Querschnitt in Berührung geblieben, oder unter Wasser abgeschnitten und 1 Stunde in diesem belassen waren. Dagegen entsprechen die genannten Steighöhen ungefähr denen, welche ich an Pflanzen gefunden habe, welche die Lithiumlösung mit unverletzten Wurzeln aufnehmen. Es kann sich bei diesen Vergleichungen allerdings nicht um einige Centimeter handeln, sondern nur darum, ob das Wasser im Holz in der Stunde mehrere Meter hoch steigt oder nicht.

§ 5. Das Aufsteigen der Lithiumsalpeterlösung in bewurzelten Pflanzen.

Nachdem nun festgestellt war, dass das salpetersaure Lithium unschädlich ist, von den gesunden Wurzeln aufgenommen wird, sich mit seinem Lösungswasser fortbewegt, — andrerseits aber auch gezeigt wurde, dass diese günstigen Eigenschaften nicht vor schweren Irrthümern schützen, wenn man mit abgeschnittenen Sprossen experimentirt, so kam es darauf an, das genannte Salz von Pflanzen mit normalen, unverletzten Wurzeln aufnehmen zu lassen und zu sehen, wie hoch es in gegebener Zeit im Stamm hinaufsteigen würde.

Ich habe bei den von mir im Sommer 1877 gemachten Versuchen jedoch nur eine Frage ins Auge gefasst, nämlich die: wie gross die Steighöhe der Lithiumlösung in einer Stunde ist, wenn die Pflanze sich im Maximum der Thätigkeit befindet; dieses hängt aber davon ab, dass sie im Verhältniss zum Stammquerschnitt eine möglichst grosse Blattfläche besitzt und dass während der Beobachtungszeit sehr günstige Transpirationsbedingungen (hohe Temperatur, Trockenheit der Luft und Sonnenschein) herrschen. Die Steighöhe wird aber noch von dem der Beobachtungszeit vorausgehenden Zustand der Pflanze mit abhängen. War die Transpiration vorher schwach und die Wurzeln reichlich mit Wasser versehen, so konnte sich Wasser in den Hohlräumen der Gefässe und Holzfasern ansammeln, welches dann bei plötzlich gesteigerter Transpiration in den Holzzellwänden emporsteigt, um an den Blättern zu verdunsten. Es ist ersichtlich, dass in diesem Fall, wo die Pflanze aus einem inneren Vorrath schöpft, die an den Wurzeln statthabende Wasseraufnahme geringer sein könnte, als dem Transpirationsverlust entspricht, und ist dies der Fall, so wird auch die beobachtete Steighöhe der Lithiumlösung nicht

Digitized by Google

so gross sein, wie sie sein könnte[1]). Meine Pflanzen wurden daher schon vor Beginn des Versuchs möglichst günstigen Transpirationsbedingungen ausgesetzt.

Von Pflanzen mit in Nährstofflösung entwickeltem Wurzelsystem wurden nur drei dem Versuch unterworfen; die anderen viel zahlreicheren Versuchspflanzen standen in irdenen, meist sehr geräumigen Blumentöpfen mit Erde, in welcher sich die Wurzeln einige Monate oder Jahre vorher heimisch gemacht hatten. Frisch versetzte Pflanzen würden, da bei dem Versetzen immer zahlreiche Wunden an den Wurzeln entstehen, ähnlichen Einwürfen unterliegen, wie abgeschnittene Zweige.

Einige der Versuchspflanzen blieben während der Beobachtungszeit im Garten; die Mehrzahl wurde aus diesem vorher in das Laboratorium geschafft, und auf die vor den Südfenstern angebrachten Bretter gestellt, wo sie wenigstens einen Tag vor dem Anfang des Versuchs und dann auch während desselben stehen blieben. Die Erde in den Töpfen blieb gewöhnlich 1—2 Tage (je nach der Grösse der Töpfe) vor dem Versuch unbegossen; doch wurde darauf gesehen, dass die Pflanze nicht etwa welkte. Der Versuch begann damit, dass die ziemlich trockene Erde reichlich mit Lithiumsalpeter-Lösung begossen wurde und zwar so, dass jedesmal ein beträchtlicher Ueberschuss derselben aus dem Loch am Boden des Topfes ablief und in dem untergestellten Napf sich sammelte. Dies geschah, um sicher zu sein, dass sämmtliche Wurzeln, besonders auch die am Boden des Topfes, mit der Lösung in Berührung kamen.

Die Concentration der aufgegossenen Lösung schwankte zwischen 1—3 Procent; sie wurde um so höher genommen, je feuchter die die Wurzeln enthaltende Erde war, da das in dieser befindliche Wasser die Lösung verdünnen musste. Trotzdem könnte die aufgesogene Lösung zu hoch concentrirt erscheinen. Dass ich mich zu hoher Concentration entschloss, geschah in Folge der Wahrnehmung, dass bei Concentrationen von circa 0,5 % die Nachweisung der oberen Verbreitungsgrenze des Lithiums in der Pflanze schwieriger schien, als wenn die Lösung concentrirter war. Jedenfalls blieben meine Pflanzen selbst nach so reichlicher Dosis des Lithiumsalzes gesund, wie oben gezeigt wurde. Indessen überlasse ich es späteren Beobachtungen, zu erforschen, ob durch die Concentration die Steighöhe wesentlich beeinflusst wird.

Gewöhnlich gestattete ich der Pflanze, eine Stunde lang die Lithiumlösung aufzusaugen, wenn nicht eine andere Einrichtung getroffen war

---

1) Umgekehrt kann eine Pflanze, wenn sie längere Zeit stark transpirirt hat und dann plötzlich in den Schatten kommt, fortfahren, sehr viel Wasser aufzusaugen, viel mehr als der gleichzeitigen Verdunstung entspricht. Hieraus erklärt sich, warum bei Mc Nab (l. c. 1874 p. 356) im Sonnenschein abgeschnittene Sprosse fast gleiche Steighöhe des Lithiums zeigten, obgleich der eine der Sonne ausgesetzt blieb, der andere aber in den Schatten kam.

Digitized by Google

(s. unten). Dann wurde der Stamm über der Erde abgeschnitten und sofort von oben herab in kleinere Stücke zerlegt, aus denen nun Theile abgeschnitten und der spektroskopischen Prüfung unterzogen wurden, die ebenfalls von oben gegen unten hin fortschritt. Für äusserste Reinlichkeit betreffs des an dem Messer, der Pincette u. s. w. etwa anhaftenden Lithiums wurde gesorgt. Die Verbrennung geschah so, dass dünne Späne des Holzes, oder Stücke der Blätter mit der Pincette in die Bunsenflamme vor dem Spektroskop gehalten wurden. Bei grossem Lithiumgehalt erscheint so die Lithiumlinie sofort; bei geringem Gehalt muss man warten, bis die Asche weissglüht. Das angewendete Spektroskop enthält nur ein Prisma; die Lithiumlinie wird auch bei äusserst geringen Spuren des Salzes noch deutlich gesehen.

Bei den hier folgenden Versuchsergebnissen ist die Steighöhe immer zunächst vom Wurzelhals an gerechnet. Es ist hierbei jedoch nicht zu vergessen, dass die dem Stamm nächsten, ältesten Wurzeltheile entweder gar nicht (wenn sie mit Periderm überzogen sind) oder nur langsam Wasser aufsaugen; viel energischer ist diese Thätigkeit an den jungen, meist weiter vom Stamm entfernten, noch mit Wurzelhaaren bekleideten Theilen, die bei den Topfpflanzen vorwiegend an der Innenseite des Topfes und an dessen Boden sich ausbreiten. — Durch diesen Sachverhalt wird nun leider das Urtheil über die von dem Lithium in der Pflanze zurückgelegte Strecke sehr erschwert und es wird noch weiterer Versuche zur Beseitigung des hier liegenden Fehlers bedürfen. Bei meinen Versuchen könnte der Fehler wohl zwischen 5 und 10 cm betragen und es leuchtet ein, dass er bei kurzer Beobachtungszeit und geringer Steighöhe im Stamm schwer ins Gewicht fallen würde. Da ich jedoch lange Beobachtungszeiten anwandte und die Steighöhen meist sehr beträchtlich waren, so wird der Fehler relativ kleiner; auch hat es für meinen hier verfolgten Zweck nicht viel zu sagen, ob die wahre Steighöhe in der Stunde 25 oder 30 cm, ob sie 100 oder 120 cm beträgt; die Frage war vielmehr zunächst die, ob Geschwindigkeiten des aufsteigenden Stromes von 3—4 und mehr Meter vorkommen oder die gewöhnlichen sind, wie aus Pfitzer's Versuchen geschlossen werden könnte. Ich glaube den genannten Fehler wesentlich zu verringern, wenn ich den beobachteten Steighöhen im Stamm in jedem Fall nach den wahrscheinlich obwaltenden Verhältnissen noch eine Correctur für die von dem Lithium durchlaufene Wurzellänge zurechne; so dass die wahre Steighöhe während der Beobachtungszeit gleich ist der Summe dieser Wurzellänge und der beobachteten Höhe im Stamm; welche Länge dann auf eine Stunde zu reduciren ist.

In Nährstofflösung cultivirte Pflanzen.

Hierher gehört zunächst der in § 3 beschriebene Versuch mit Salix fragilis, bei welchem das Lithium in 2 Stunden bis 170 cm hoch gestiegen

Digitized by Google

war, pro Stunde also 85 cm; wobei jedoch zu bemerken ist, dass das Lithium bis in die Endknospen der längsten Zweige eingedrungen war und vielleicht noch höher gestiegen wäre, wenn es dazu Gelegenheit gefunden hätte.

Zea Mais.

Zwei Maispflanzen waren im Garten ausgehoben, ihre Wurzeln zum Theil abgeschnitten und dann in Nährstofflösung gestellt worden; es hatte sich im Lauf von 2—3 Wochen an jeder ein mächtiges neues Wurzelsystem entwickelt, welches den Raum des Gefässes (circa $1^1/_2$ Liter) ausfüllte.

Am 24. Juli 1877 wurde die eine Pflanze mit den Wurzeln in eine 1procentige Lithiumsalpeterlösung gesetzt, so dass die Stammbasis 2—3 cm über dem Niveau blieb. Sie hatte 7 gesunde Blätter von 50—70 cm Länge und 7—10 cm Breite; die männliche Rispe fast entfaltet. — Nach 2 Stunden (bei 25—26° Lufttemperatur und Sonnenschein) fand sich das Lithium bis 50 cm über der Stammbasis; von den Blättern enthielt nur das 4. bis 35 cm hoch Lithium[1]. Am 1. August wurde die zweite Pflanze mit 7 Blättern von bis 75 cm Länge und bis 9,5 cm Breite ebenso in 2procentige Lösung gesetzt (bei 26° C.). Nach 1 Stunde fand sich in den Blättern keine Spur Lithium, im Stamm jedoch bis zu 32 cm.

Da sowohl bei Salix wie Zea junge Saugwurzeln in geringer Entfernung von der Stammbasis vorhanden waren, würde eine Correctur von 10 cm wohl genügen; demnach wäre die Steighöhe für die erste Maispflanze = 35, für die zweite = 42 cm.

In Erde (in Töpfen) eingewurzelte Pflanzen.

Nicotiana Tabacum.

30. Juni 1877; Temp. der Luft 26—30° C.; Sonne.

Zwei blühende Pflanzen, fast gleich stark, mit 7 grossen und 3 kleineren Blättern; mit dreiprocentiger Lösung begossen Nachmittag 3 Uhr. Die Pflanze I wurde nach $^1/_2$ Stunde 5 cm über der Erde abgeschnitten; der ganze oberirdische Theil enthielt noch kein Lithium.

Die Pflanze II nach 1 Stunde abgeschnitten; der Stamm enthielt bis 39 cm über der Erde Lithium; in sämmtlichen Blättern auch Lithium; ein 54 cm hoch entspringendes Blatt von 5 cm Länge enthält Lithium. Obgleich also das Metall im Stamm nur 39 cm hoch nachweisbar, ist es doch in Blättern, welche höher entspringen, vorhanden, ein auch sonst beobachteter Fall, der aber dem bei den vorigen Maispflanzen genannten Verhalten entgegengesetzt ist.

1) Bei den Blättern bezeichnet hier und im Folgenden die Steighöhe des Lithiums die Summe des im Stamm und im Blatt selbst zurückgelegten Weges.

Digitized by Google

Nimmt man an, dass beide Pflanzen sich gleich verhielten, so war auch bei II nach der ersten Halbstunde noch kein Lithium 5 cm über der Erde, und die maximale Steighöhe von 59 cm wurde dann in der zweiten Halbstunde erreicht, was pro Stunde 118 cm ergeben würde, wobei noch ungewiss bleibt, ob am Ende der ersten Halbstunde das Lithium schon bis an den Wurzelhals vorgedrungen; war dies der Fall, so müsste, gleichförmige Bewegung vorausgesetzt, das Lithium in der ersten Halbstunde einen Weg von 59 cm in den unterirdischen Theilen zürückgelegt haben, was sehr unwahrscheinlich ist. Lässt man die Vergleichung mit I ausser Acht und nimmt man eine Wurzellänge von 25 cm hinzu, so ergibt sich als Steighöhe pro Stunde 84 cm.

Albizzia lophantha.

Versuch am 4. Juli 1877; Lufttemp. 20—23° C.; Sonne.

Zwei ziemlich gleiche, vorjährige Pflanzen, *A* mit 11, *B* mit 13 grossen Blättern, wurden, vor dem Südfenster stehend, um 10 h 15 m mit 2procentiger Lösung begossen.

Nach 1/2 Stunde wurde aus *A* bei 5 cm über der Erde ein Spahn des Stammes ausgeschnitten; dieser zeigte schon Spuren von Lithium; diese waren noch deutlicher bei 10 cm Höhe nach 35 Minuten.

Bei *B* fand sich nach 3/4 Stunden Lithium 15 cm über der Erde.

Nach 50 Minuten hat bei *A* ein Blattstiel 25 cm über der Erde Lithium.

Nach 1 Stunde ist bei *B* Lithium in einem Blatt 80 cm von Erde entfernt.

Ebenso ist nach 1 Stunde und 5 Minuten bei *A* in einem Blatt 80 cm über der Erde Lithium.

B wurde nach 1 St. 10 Min. abgeschnitten und zerkleinert; Lithium im Stamm bis 108 cm, in Blättern bis 110 cm.

A hat nach 1 1/2 Stunden im Stamm Lithium bis 113 cm, in Blättern über 110 cm. Das Lithium war in den Blättern immer etwas deutlicher als in dem Stammtheil, aus dem sie entspringen.

Als Maximum der Steighöhe über der Erde kann also pro Stunde für *B* 94,2 cm angenommen werden; für die in kleinen Töpfen befindlichen Wurzeln dürfte eine Correctur von 10 cm genügen; somit rund 102,6 cm pro Stunde.

Versuch am 30. August; Lufttemp. 23° C.; Sonne.

Eine 150 cm hohe Pflanze mit 20 Blättern; Stamm unten 10—12 mm dick. Um 3 h 50 m mit 3procentiger Lösung begossen. Nach 3/4 Stunden 5 cm über Erde abgeschnitten und zerkleinert. Lithium fand sich überall, im Maximum bis 145 cm über Erde. Also pro Stunde 193 cm, wozu auf die Wurzel noch 10 cm gerechnet werden können, was 206 cm pro Stunde ergibt.

Digitized by Google

Musa sapientum.

Die zu den Versuchen benutzten Pflanzen waren vom vorigen Jahr, sehr kräftig, mit 2—3 Meter langen Blättern.

Versuch am 4. Juli; 20° C.; wenig Sonne.

Pflanze mit 7 grossen Blättern; Spitze des jüngsten 2,5 m hoch. Um 3^h 50^m mit 2procentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde enthält das älteste Blatt bei 100 cm über Erde kein Lithium. Nach 2 Stunden enthält das 2. Blatt bei 115 cm über Erde kein Lithium.

Nach 16 Stunden (über Nacht) findet sich Lithium im 3. Blatt bis 213 cm Höhe.

Es war nicht ersichtlich, warum in diesem Fall die Bewegung des Lithiums eine so langsame war; bei den zwei folgenden Pflanzen war dieselbe viel rascher.

Versuch am 5. Juli; 20° C.; Sonne.

Pflanze um 9^h 45^m mit 4procentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde bei 90 cm im ältesten Blattstiel kein Lithium. Nach 2 Stunden im 2. Blatt (Stiel und Mittelnerv) ist Lithium bis 185 cm hinauf zu finden; aber erst nach 5 Stunden fand sich Lithium auch im grünen Blattparenchym des 4. Blattes.

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich pro Stunde rund 102 cm Steighöhe ergeben.

Versuch am 12. September; Lufttemp. nur 18° C.; Sonne.

Eine Pflanze mit Blättern, deren jüngstes 180 cm hoch; Strunk 93 cm hoch. Um 10^h 30^m mit 3procentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde im 1. Blatt bei 95 cm kein Lithium. Nach $1^1/_2$ Stunden im 2. Blatt bei 95 cm kein Lithium. Nach $2^1/_4$ Stunden im 3. Blatt bis 182 cm Höhe Lithium (in Lamina neben Mittelnerv nichts).

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich eine Steighöhe von rund 90 cm pro Stunde ergeben.

Versuch am 14. September; Lufttemp. 19—20° C.; intensiver Sonnenschein.

Eine mächtige Pflanze mit 6 Blättern; Höhe des Strunkes 120 cm.

Um 8^h 15^m mit 3procentiger Lithiumlösung begossen.

Nach $1^1/_2$ Stunde im 2. Blattstiel bei 120 cm Höhe kein Lithium.

Nach $2^1/_4$ Stunde im 3. Blatt bei 120 cm kein Lithium. Nach $2^3/_4$ Stunden findet sich im 5. Blatt in Stiel und Mittelrippe Lithium bis zu 275 cm; auch in der dünnen Lamina bei 232 cm.

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich eine Steighöhe pro Stunde von 107 cm ergeben.

Vergleicht man bei den drei letzten Versuchen mit Musa die an den

Digitized by Google

jüngeren Blättern gefundene Steighöhe pro Stunde mit dem genannten Verhalten der älteren Blätter derselben Pflanze, so wird sehr wahrscheinlich, dass das Lithium in den Blättern um so langsamer emporgestiegen ist, je älter sie waren, was einer weiteren Untersuchung empfohlen sein mag.

Cucurbita Pepo.

Versuch am 29. August; 22,5° C.; trüb.

Um 10 Uhr eine 3procentige Lithiumlösung aufgegossen.

Nach 1 Stunde im Stamm bis 48 cm Entfernung von Erde Lithium (in einem Blatt bei 26 cm Entfernung noch spurweise). Mit Zurechnung von 15 cm Wurzellänge würde man eine Steighöhe von 63 cm pro Stunde erhalten.

Die Pflanze war klein und schmächtig, im Verhältniss zu den im Freien wachsenden ein Zwerg (vergl. unten den Versuch mit Cucurbita im freien Land).

Helianthus annuus.

Versuch am 6. August; 22° C. im Freien bei intensiverem Sonnenschein.

Pflanze 95 cm hoch; bei 63 cm das erste Blatt; hat 12 ausgewachsene und 3 junge Blätter.

Um $3^h 30^m$ wird 2procentige Lithiumlösung aufgegossen.

Nach 1 Stunde abgeschnitten und zerkleinert, enthält der Stamm bis 49 cm über der Erde Lithium, was mit 20 cm Wurzellänge rund 70 cm Steighöhe pro Stunde ergibt.

Versuch am 7. August, im Freien, Sonne.

Pflanze mit 12 Blättern, Stamm 95 cm hoch; bis zum untersten Blatt 60 cm.

Morgens um $8^h 34^m$ mit 2procentiger Lösung begossen. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden findet sich Lithium bis 62 cm im Stammholz, bis 65 cm im zweiten Blattstiel.

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge Steighöhe pro Stunde 56 cm.

Jatropha janipha.

Am 21. Juli bei intensivem Sonnenschein.

Stamm 185 cm hoch, unten ca. 3 cm dick. Das älteste Blatt 158 cm über der Erde; Laubkrone besteht aus drei Aesten mit 36 Blättern.

Um 9 Uhr Morgens mit 2procentiger Lösung begossen.

Nach $2\frac{1}{2}$ Stunden wurde ein bei 145 cm Höhe entspringender Zweig abgeschnitten; er enthielt kein Lithium; es zeigte sich, dass dieses erst bis 75 cm über der Erde im Stamm vorgedrungen war[1]).

1) Selbst nach 23 Stunden war in einem Blatt bei 165 cm Entfernung von der Erde kein Lithium; erst nach 48 Stunden war die ganze Pflanze davon durchdrungen.

Digitized by Google

Mit Zurechnung von 25 cm Wurzellänge wäre die Steighöhe pro Stunde 40 cm.

Podocarpus macrophylla.

Am 14. Juli; Lufttemp. 26° C.; Sonne.

Eine mindestens 10 Jahre alte Pflanze, mit ca. 4 m hohem Stamm, sehr reich verzweigt und dicht belaubt, in grossem Holzkübel im Garten stehend.

Um $8^h\ 30^m$ wurde eine $3^1/_2$procentige Lösung aufgegossen; die Erde des Kübels war noch ziemlich feucht, die Lösung wurde aber binnen wenigen Minuten aufgesogen.

Da der Stamm der Pflanze nicht geopfert werden sollte, wurden zu verschiedenen Zeiten kleine Zweige, welche unmittelbar aus jenem entsprangen, abgeschnitten.

Erst nach 7 Stunden fand sich Lithium in einer Entfernung von 79 cm von der Erde vor.

Nach 8 Stunden fand sich Lithium in den Blättern eines Sprosses, bei 120 cm Entfernung; die Sprossaxe bei 100 cm gab keine Reaction.

Nach 9 Stunden fand es sich in Blättern eines Sprosses bei 165 cm Entfernung, die Sprossaxe reagirte nicht bei 145 cm.

Also auch hier zeigte sich wieder, dass das Lithium früher in den Blättern, als in den sie tragenden Axentheilen nachweisbar wird.

Für die Entfernung der aufsaugenden Wurzeln vom Wurzelhals darf hier wohl wenigstens 30 cm angenommen werden. Dies zu Grunde gelegt, ergibt die

Beobachtung nach 7 Stunden	. .	= 15,6 cm
- - 8 -	. .	= 18,7 -
- - 9 -	. .	= 21,7 -
Steighöhe pro Stunde im Mittel	. .	= 18,7 cm.

Vitis vinifera.

Am 1. September; Lufttemp. 20° C.; Sonne.

Ein seit 8 Jahren in einem sehr grossen irdenen Topf vegetirender Weinstock; Stamm unten 3 cm dick, bei 6 cm Höhe in zwei gleichstarke Aeste übergehend, beide reich belaubt und mit Trauben besetzt; Aeste ca. 80 cm lang.

Um $9^h\ 30^m$ mit $1^1/_2$procentiger Lösung begossen.

Nach 30 Minuten fand sich Lithium 11 cm über der Erde in einem kleinen Seitenspross. Nach 1 Stunde bis 73 cm über der Erde in Holz und Blättern.

Nimmt man noch 25 cm nicht saugende Wurzellänge hinzu, so ergibt sich 98 cm Steighöhe pro Stunde.

Digitized by Google

Ich lasse nun zunächst eine Uebersicht der durch diese Versuche gewonnenen Ergebnisse folgen;

Pflanze mit Wasserwurzeln.	Steighöhe pro Stunde.	
Salix fragilis	85 cm	(wahrscheinlich mehr)
Zea Mais	30 -	Mittel 36 cm
do.	42 -	
Wurzeln in Erde.		
Nicotiana Tabacum . . .	118 -	(oder 84 cm)
Albizzia lophantha . . .	102,6 -	Mittel 154 cm
do. . . .	206 -	
Musa sapientum	102 -	Mittel 99,7 cm
do.	90 -	
do.	107 -	
Cucurbita Pepo	63 -	
Helianthus annuus . . .	70 -	Mittel 63 cm.
do. . . .	56 -	
Jatropha janipha . . .	40 -	
Podocarpus macrophylla .	18,7 -	
Vitis vinifera	98 -	

Die gefundenen Steighöhen sind, wie man sieht, sehr verschieden, sie schwanken zwischen 18,7 cm und 206 cm. Die beobachteten Exemplare befanden sich jedesmal in solchen Umständen, wo das Maximum der Transpiration, also auch der Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes für sie nahezu erreicht sein konnte.

Exemplare mit grösserer Blattfläche würden mehr transpirirt, dafür aber auch dickere Stämme oder überhaupt einen grösseren leitenden Querschnitt gehabt haben und es ist fraglich, ob wesentlich grössere Steighöhen dadurch erreicht worden wären. Immerhin wäre aber zu wünschen, dass später derartige Beobachtungen an zahlreichen Exemplaren einer Species in den verschiedensten Entwickelungszuständen und unter den verschiedensten äusseren Transpirationsbedingungen gemacht würden, um das mögliche Maximum der Geschwindigkeit des aufsteigenden Saftstromes sicher zu stellen.

Einstweilen zeigen aber meine Versuche an Pflanzen mit unversehrten Wurzeln, selbst wenn ich einen Beobachtungsfehler von 10 cm pro Stunde zugebe, Steighöhen, welche selbst im äussersten Fall (bei Albizzia mit 206 cm) noch beträchtlich hinter der geringsten Steighöhe ($2^1/_2$—4 m) zurückbleiben, welche Pfitzer [1]) an abgeschnittenen Zweigen mit Lithiumlösung beobachtet hat.

Die Frage, ob bei gleichen Transpirationsbedingungen und gleichem

1) Verh. des Heidelb. natur-med. Vereins. N. F. 1. Bd.

Digitized by Google

leitenden Querschnitt verschiedene Pflanzenarten eine verschiedene (ihnen specifisch eigenthümliche) Geschwindigkeit der Saftbewegung haben, lässt sich mit Sicherheit, da der leitende Querschnitt nicht bestimmt ermittelt werden kann (vergl. p. 154), jetzt nicht beantworten; ich habe aus diesem Grunde auch weder die Transpirationsgrössen, noch die Stammquerschnitte der von mir beobachteten Pflanzen genau bestimmt.

Die voranstehenden Zahlen haben daher nur den Werth rein empirischer Daten, durch welche nur das Eine festgestellt werden soll, dass Beobachtungen an Pflanzen mit unverletzten Wurzeln weit geringere Steighöhen ergeben, als Pfitzer an abgeschnittenen Zweigen gefunden hat.

Da die im freien Land erwachsenen Pflanzen ein weit kräftigeres Wurzelsystem und viel grössere Blattflächen entwickeln, als die selbst in grossen Töpfen cultivirten Pflanzen, so hoffte ich grössere Steighöhen zu beobachten, wenn ich Freilandpflanzen an sehr warmen und sonnigen Tagen mit Lithiumlösung begösse. Die bis jetzt erzielten Resultate entsprechen dieser Erwartung jedoch noch nicht.

Am 1. Juli 1877 (Lufttemp. 25—28° C., starker Sonnenschein) wurde Morgens 10 Uhr eine Gruppe dicht beisammenstehender weiblicher Hanfpflanzen von 130—140 cm Höhe mit 1200 ccm einer 1procentigen Lösung begossen. Nach 2 Stunden war aber noch kein Lithium in den oberirdischen Theilen zu finden; und selbst nach 8 Stunden war es bei einer Pflanze nur 45 cm, bei einer anderen 92 cm hoch gestiegen.

Noch viel ungünstiger fiel ein Versuch mit Cucurbita Pepo aus. Die beiden Pflanzen waren auf einer freien sonnigen Fläche des Gartens erwachsen; ihre Wurzeln dicht nebeneinander; jede hatte am Hauptstamm 15 sehr grosse Blätter und mehrere reichbelaubte Seitensprosse. Am 12. Juli um $10^h\ 30^m$ wurden 3,2 Liter einer 2procentigen Lösung auf die Erde gegossen, sodass ein Kreis von ca. 50 cm Durchmesser stark befeuchtet wurde. Obgleich die Luft sehr warm war und starker Sonnenschein die Blätter traf, fand ich dennoch $1^3/_4$ Stunden später in der einen Pflanze bei 10 cm über dem Wurzelhals noch kein Lithium, auch in den entsprechenderen Theilen nichts. Bei der anderen Pflanze enthielt das älteste Blatt bei 40 cm Entfernung vom Wurzelhals auch nach 5 Stunden noch kein Lithium. Dies veranlasste mich, die Erde an den Wurzeln aufgraben zu lassen; sie war ganz nass bis zu 20 cm Tiefe und ein Theil davon, mit Wasser übergossen, gab an dieses viel Lithium ab. Es blieb daher räthselhaft, warum die Pflanze bei 10 cm Entfernung von der Erde nach 5 Stunden kein Lithium enthielt, da eine kleine Topfpflanze schon nach 1 Stunde eine Steighöhe von 63 cm zeigte. — Selbst nach 10 Stunden war in der fraglichen Pflanze bei 40 cm Entfernung vom Wurzelhals noch kein Lithium zu finden, und selbst am folgenden Tage (nach 23 Stunden) war es nur im nächstfolgenden Blatt (etwa 65 cm) entfernt, nicht aber weiterhin in der Pflanze zu finden. Erst 3 bis 4

Digitized by Google

Tage später war es in der ganzen Pflanze verbreitet, die übrigens rüstig fortwuchs.

Etwas günstiger war das Ergebniss bei einem colossalen Exemplar von Helianthus annuus, welches, im Freien erwachsen, einen Stamm von 230 cm Höhe und 33 mm Dicke, 28 grosse Blätter und 7 Blüthenköpfe besass (am 30. August). Die trockene Erde wurde in einem Umkreis von 50—60 cm Radius oberflächlich aufgehackt, dann mit 3 Liter einer 3procentigen Lösung begossen und dann noch etwa 10 Liter Wasser nachgegossen. Dies geschah um 9 Uhr, die Temperatur der Luft war 21—22° C., doch wenig Sonne. Nach 2 Stunden zeigte ein Stück Holz, aus dem Stamm bei 45 cm Höhe geschnitten, erst geringe Spuren von Lithium.

Nach $2^1/_2$ Stunden wurde die Pflanze abgeschnitten, zerkleinert und untersucht; Lithium fand sich nur bis zu 55 cm im Stamm (spurweise).

Nimmt man an, die aufsaugenden Wurzeln seien sogar 50 cm vom Stamm entfernt gewesen, so erhält man doch nur 42 cm als den in einer Stunde vom Lithium zurückgelegten Weg, während die kleinen Topfpflanzen (s. oben) von Helianthus annuus 56 und 70 cm ergaben.

Ob das verspätete Erscheinen des Lithiums in den oberirdischen Theilen der Freilandpflanzen vielleicht darauf beruht, dass ihre Saugwurzeln weiter, als man gewöhnlich glaubt, vom Stamm entfernt sind, oder ob andere Ursachen es bedingen, mag weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Jedenfalls zeigen die hier mitgetheilten Erfahrungen, dass es keineswegs eine einfache und leichte Aufgabe ist, über die wahre Bewegung des aufsteigenden Saftes transpirirender Pflanzen ins Reine zu kommen.

Würzburg, 29. Nov. 1877.

Digitized by Google

Fig. 1.

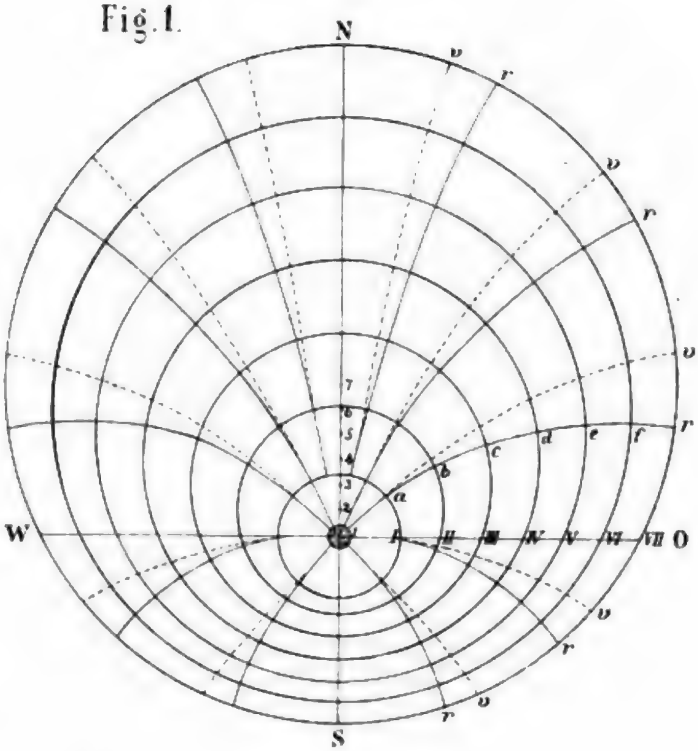


Fig. 2.

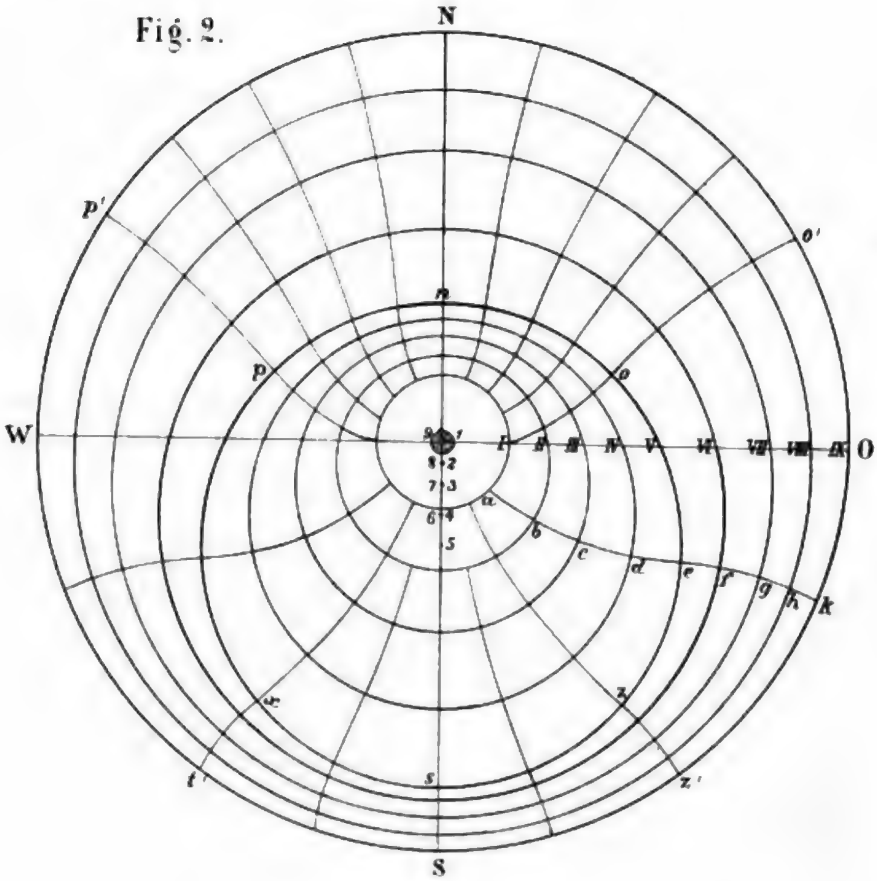


Fig. 4.

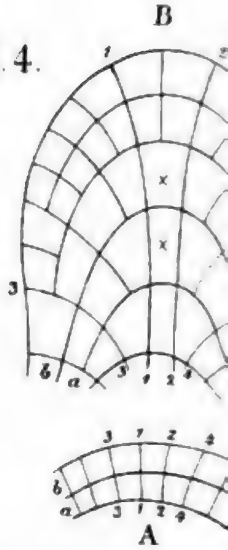
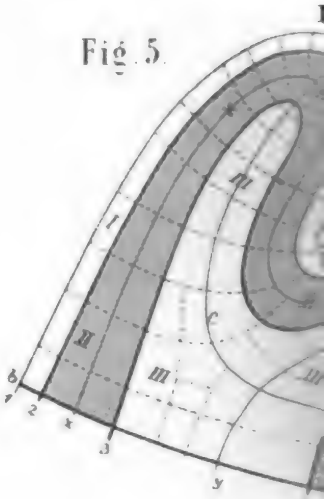


Fig. 5.



Digitized by Google

Fig. 3.

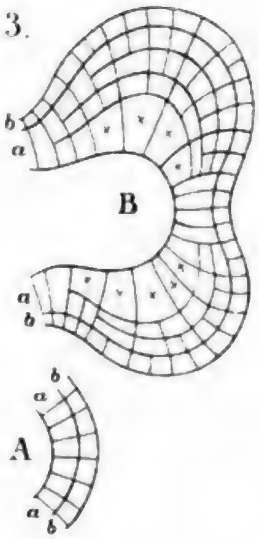


Fig. 7.

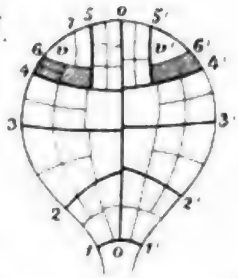
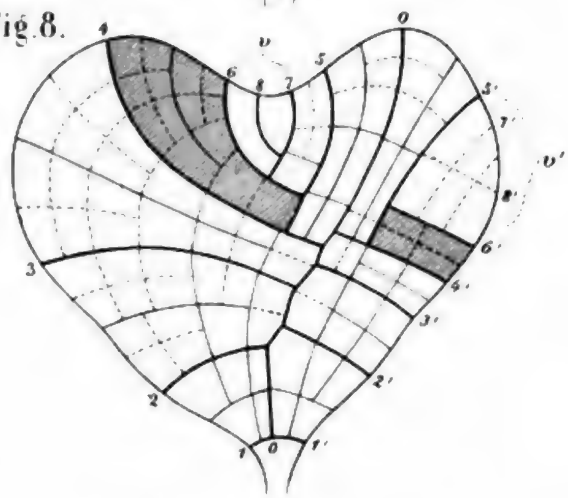


Fig. 8.



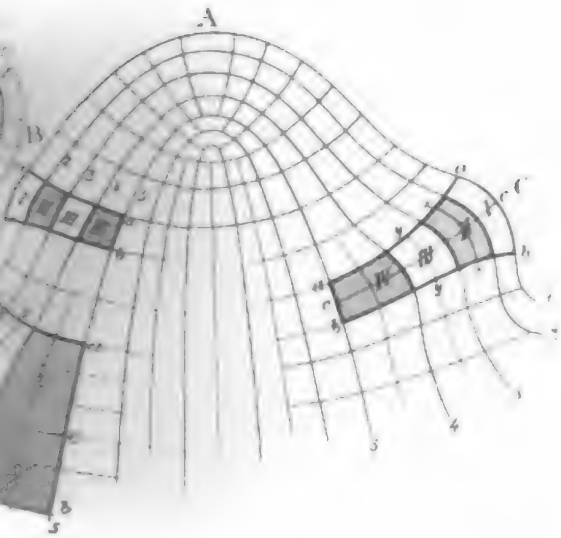


Fig. 9.

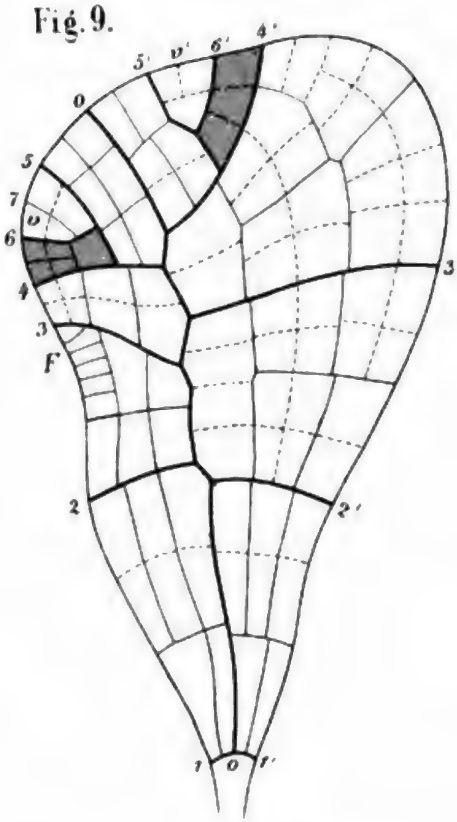
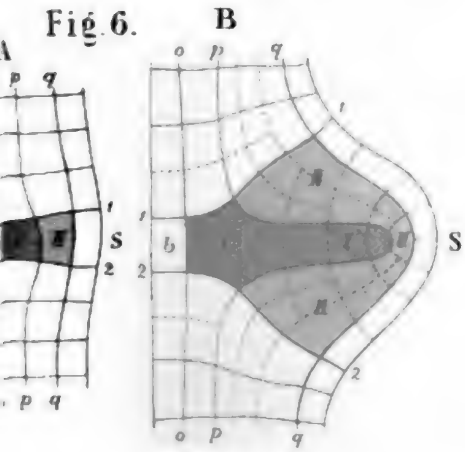


Fig. 6.



Digitized by Google

VIII.

Ueber Zellenanordnung und Wachsthum.

Von

Julius Sachs.

(Hierzu Tafel V.)

Meiner früheren Abhandlung »Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen« schliesst sich das hier Folgende ergänzend und weiter ausführend unmittelbar an. Besonders sind es zwei Punkte, zu deren Bereinigung das hier zu Sagende beitragen möchte. Erstens wollte ich zeigen, dass gewisse Fälle schiefwinkeliger Schneidung der Anti- und Periclinen nicht als Ausnahmen des Princips der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungswände zu betrachten sind, sondern eher zu seiner weiteren Begründung beitragen; und zweitens möchte ich noch einmal die Aufmerksamkeit auf das ursächliche Verhältniss zwischen Zelltheilung und Wachsthum lenken, da ich, im Gegensatz zu der jetzt herrschenden Meinung, das Wachsthum für eine Bedingung der Zelltheilung, nicht aber diese als die Ursache des Wachsthums betrachte, und weil das Princip von der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungswände dazu beiträgt, das wahre Causalverhältniss klar zu legen.

Betreffs des ersten Punktes, der schiefwinkeligen Schneidungen von Anti- und Periclinen, hat mir die aufmerksame Betrachtung des Verlaufs der Markstrahlen im Holz das gewünschte Verständniss eröffnet, weshalb ich auch mit der Darlegung dieser Betrachtungen hier sogleich beginne.

§ 1. Verlauf der Markstrahlen durch die Jahrringe des Holzkörpers.

Es ist bekannt, dass, wenn ein aus einem Cambiumring entstandener Holzkörper auf dem Querschnitt genau concentrische Jahrringe zeigt, die stärkeren Markstrahlen (Spiegelfasern) alsdann geradlinig und in genau radialer Richtung verlaufen, und jeder Botaniker weiss, dass die nächste Ursache dieser Erscheinung in der Art und Weise liegt, wie die Zellen des Cambiumringes sich theilen, nämlich (auf dem Querschnitt gesehen) ausschliesslich durch Wände, welche entweder der Peripherie parallel sind oder auf ihr rechtwinkelig stehen, d. h. radiale Richtung haben. Dass die dadurch gegebene Anordnung der Holzelemente auf dem Querschnitt der

Digitized by Google

cambialen Schicht auch im fertigen Holze so vollkommen erhalten bleibt, erklärt sich aus verschiedenen Ursachen; vor Allem aus dem verhältnissmässig sehr geringen Wachsthum derselben, wodurch namhafte Störungen der ursprünglichen Anordnung ohnehin ausgeschlossen sind; andererseits aber auch aus der Vertheilung der Wachsthumsbedingungen, zumal des in tangentialer und radialer Richtung herrschenden Druckes, dem die wachsenden Holzelemente (im Querschnitt betrachtet) ausgesetzt sind. Diese Bedingungen der Erhaltung der ursprünglichen Anordnung werden aber sofort gestört, wenn einzelne Holzelemente, z. B. die Gefässe, unabhängig von den übrigen schon in der cambialen Zone ein lebhaftes Wachsthum erfahren. In diesem Falle werden die umgebenden andersartigen Bestandtheile des Gewebes bei Seite geschoben, der radiale Verlauf der Holzzellreihen gestört und ganz besonders auch die benachbarten sehr schmalen (nur mikroskopisch sichtbaren) Markstrahlen zu bogigem Verlauf gezwungen. Die mehrschichtigen dicken Markstrahlen jedoch geben nicht nach, sie werden durch das Wachsthum der Gefässröhren in ihrem Verlaufe radial nach aussen nicht oder doch nicht merklich gestört. Auf diese dickeren, in ihrem Verlaufe ungestörten Markstrahlen kommt es mir hier aber ausschliesslich an, da sie mit unbewaffnetem Auge sichtbar sind und die folgenden Betrachtungen einen freien Ueberblick über ganze umfangreiche Holzquerschnitte erheischen, was ja nur mit unbewaffnetem Auge erreichbar ist.

Was mich nämlich hier allein interessirt, ist der Verlauf der stärkeren Markstrahlen durch die aufeinanderfolgenden Jahrringe des Holzes. Bilden diese concentrische Kreise und laufen jene genau radial, so ist dies die nothwendige Folge des im Cambium herrschenden Princips der rechtwinkeligen Schneidung der Wandrichtungen, worauf ich deshalb besondern Werth lege, weil hier der Sachverhalt von jeher so aufgefasst worden ist und niemals Widerspruch erfahren hat. Es ist mir aber nicht bekannt, ob Jemand sich schon die Frage vorgelegt hat, wie denn die Markstrahlen dann verlaufen, wenn die Jahrringe nicht concentrische Kreise bilden, sondern irgend beliebige Formen haben. Dieser Fall ist nämlich der gewöhnliche, denn der als typisch oben zuerst genannte Fall kommt verhältnissmässig nur selten vor; ganz gewöhnlich sind die Jahrringe auf verschiedenen Seiten des Holzkörpers sehr verschieden dick, ihre Umrisse sind nur selten Kreise, oft vielmehr oval oder elliptisch und noch öfter von ganz unbestimmter Form. Häufig sind sämmtliche Jahrringe auf derselben Seite des Markes am dünnsten, um nach der entgegengesetzten sich zu verdicken; nicht selten aber wechselt der Ort des geringsten Zuwachses so, dass, wenn er z. B. für 10 Jahrringe auf der Ostseite liegt, er für die folgenden auf der Südseite oder Westseite liegen kann; ja es kommt vor, dass jeder Jahrring von ungleichmässiger Dicke sein Zuwachsminimum nach einer anderen Richtung kehrt.

Digitized by Google

Die Frage ist nun, wie verhalten sich in solchen Fällen die Markstrahlen? schneiden sie auch hier die Jahrringe rechtwinkelig? und wenn nicht, welche Abweichungen finden dann statt? Die entsprechenden Zelltheilungen finden ja immer im Cambium statt und die Anordnung der Holzelemente (Holz- und Markstrahlen) ist nur das fixirte Bild der Wechselbeziehungen zwischen Wachsthum und Theilungsrichtungen in der cambialen Zone. Dabei hat die Behandlung dieser Frage an den Holzquerschnitten einen ganz besonderen Vorzug vor den meisten Untersuchungen an Vegetationspunkten und anderen jüngsten Organen; während es bei diesen nach der herkömmlichen Anschauungsweise oft fraglich bleibt, wie das Wachsthum auf der gesehenen Schnittfläche vertheilt ist, da es meist an bestimmten Marken fehlt, es daher unmöglich ist, die Beziehungen zwischen Wachsthum und Theilungsrichtungen oder Zellenanordnung genau festzustellen, kann dagegen betreffs der Vertheilung des Wachsthums auf der Querschnittsfläche eines Holzkörpers oder eines einzelnen Jahrringes niemals ein Zweifel entstehen. Von der Herbstgrenze eines vorjährigen Holzringes ausgehend, ist der ganze diesjährige Ring überall aus den Theilungen einer Cambiumzone entstanden, die ringsum demselben Modus folgen, und nur insofern sind Verschiedenheiten möglich, als das Wachsthum der cambialen Zone selbst an verschiedenen Orten der Peripherie stärker oder schwächer sein kann, und ob und in welchem Grade dies der Fall ist, zeigt der radiale Durchmesser des Jahrringes an der fraglichen Stelle.

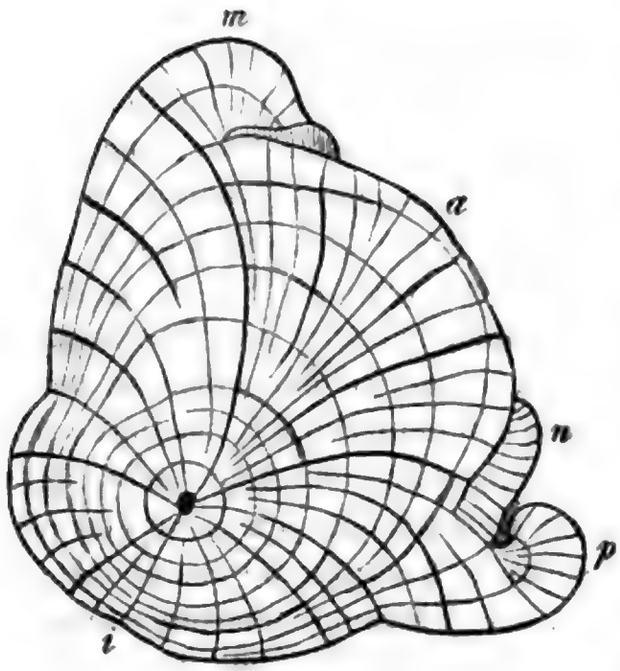
Bevor ich nun auf die gestellte Frage näher eingehe, möchte ich zunächst noch in Kürze auf die nicht unwichtige Thatsache hinweisen, dass die bei dem Austrocknen des Holzes, zumal dickerer Klötze von nicht zu beträchtlicher Länge (etwa 5—10 cm) entstehenden Risse immer genau in der Richtung der Markstrahlen verlaufen, so dass diese, wenn auch dicht gedrängt, von den Rissen doch niemals durchbrochen werden, wobei zugleich noch der Umstand hervortritt, dass die ersten und stärksten (am weitesten klaffenden) Risse gewöhnlich auf der Seite des schwächsten Zuwachses entstehen, d. h. auf der Seite, wo alle Jahrringe am dünnsten sind. Dieses Verhalten kann zur Beurtheilung der molecularen Structur des Holzes und ihrer Beziehung zum Wachsthum ebenso verwerthet werden, wie die Rissbildungen in den Stärkekörnern zur Beurtheilung ihrer Structur von Nägeli verwendet worden sind. Doch erwähne ich die Thatsache nur, um darauf hinzuweisen, dass für meinen hier verfolgten Zweck statt der Markstrahlen selbst auch die durch Austrocknen entstandenen Risse benutzt werden könnten; sie durchsetzen die Jahrringe unter denselben Winkeln, wie die Markstrahlen, und wenn diese zu fein und undeutlich sind, kann man ihren Verlauf aus dem der Risse erkennen.

Auf die oben gestellte Frage zurückkommend, lehrt nun die Beobachtung sehr zahlreicher Holzquerschnitte, dass für gewöhnlich, auch wenn

Digitized by Google

die Holzringe sehr unregelmässig gewachsen sind, die Markstrahlen und Risse sie rechtwinkelig durchschneiden, dass diese also orthogonale Trajectorien jener sind. Ist jedoch die Dickenzunahme der Ringe nach einer Richtung hin eine sehr beträchtliche, so dass die Dicke der Ringe an der Seite des maximalen Zuwachses das Vielfache von der auf der Seite des minimalen beträgt, so kann die rechtwinkelige Schneidung eine Störung erfahren, aber so, dass diese einer bestimmten, vom Wachsthum abhängigen Regel unterliegt. Hierbei sind die sehr seltenen Fälle nicht in Betracht gezogen, wo Markstrahlen an der Grenze von Herbst- und Frühlingsholz plötzliche Knickungen erfahren, um dann in weiterem Verlaufe wieder der Regel zu folgen; solche Fälle sind offenbar auf plötzliche Störungen des Wachsthums zurückzuführen, deren genauere Untersuchung allerdings erwünscht wäre.

Fig. 1.



Querschnitt des Holzkörpers eines Astes von Prunus cerasifera, der vor zwei Jahren auf der Seite *a* entrindet worden war, wodurch bei *m*, *n*, *p* Ueberwallungen entstanden sind. Die dicken Linien, welche die Jahrringe vom Mark nach auswärts durchbrechen, sind Risse, durch Austrocknung entstanden; die dünneren gleichlaufenden Linien bedeuten einige der zahlreichen sichtbaren Markstrahlen.

Sind die Grenzen der Holzringe scharf und die Markstrahlen deutlich sichtbar, so kann man schon durch sorgfältige Betrachtung der Kreuzungsstellen beider sich überzeugen, dass die Durchschneidung eine wenigstens nahezu rechtwinkelige ist, auch wenn die Ringe in ihrem Verlauf um das Mark sehr verschiedene Dicke haben und die Markstrahlen in Folge davon nicht mehr geradlinig verlaufen, sondern Biegungen machen und bei sehr unregelmässiger Vertheilung der Dickenzuwachse sogar geschlängelt erscheinen. So wie bei Vegetationspunkten, Embryonen und anderen Meristemgebilden gewinnt man aber auch hier am einfachsten und raschesten die nothwendige Orientirung, wenn man rein schematische Bilder construirt, wo bei beliebiger Unregelmässigkeit der Jahrringe diese von rechtwinkelig schneidenden Linien durchsetzt werden; es fragt sich dann, ob die so construirten willkürlichen Bilder mit den an wirklichen Holzquerschnitten gesehenen übereinstimmen. Fig. 1 Taf. V ist eine solche Construction, für welche der sehr häufig vorkommende Fall, dass eine Anzahl von Holzringen ihre geringste Dicke auf der einen Seite (S), ihre grösste auf der entgegengesetzten Seite (N) haben, zu Grunde gelegt

Digitized by Google

ist. Zur Vereinfachung ist dabei angenommen, dass (wie es auch wirklich annähernd vorkommt) die Holzringe von Kreisen begrenzt sind, die aber, um jener Forderung zu genügen, nothwendig excentrisch sein müssen. Auf der Linie *SN* sind die mit 1, 2, 3 . . . 7 bezeichneten Punkte die Mittelpunkte der Kreise I, II . . . VII, welche die Holzringgrenzen darstellen. Zieht man nun von dem im Mark liegenden Mittelpunkte 1 einige Radien (Markstrahlen), etwa in den Richtungen nach *N*, *O*, *S*, und in den zwischenliegenden Richtungen nach dem Kreise I hin, so treffen sie diesen rechtwinkelig. Legt man nun das Lineal an den Punkt 2 und an den Endpunkt des Radius bei *a* und zieht die Linie *ab*, so steht diese zwar ein wenig schief auf I, aber senkrecht auf II; legt man ferner das Lineal an die Punkte 3 und *b* und zieht die Linie *bc*, so steht diese wieder ein wenig schief auf II, aber rechtwinkelig auf III u. s. w. Man construirt auf diese Art den Markstrahl *abcdefr*, der die Kreise I, II . . . VII um so genauer rechtwinkelig schneidet, je näher die Centra 1, 2 . . . 7 aneinander liegen. Ist diese Construction auch nicht absolut genau, so lässt sie sich doch der Forderung beliebig annähern und man gewinnt jedenfalls ein der rechtwinkeligen Schneidung von Holzringen und Markstrahlen hinreichend angenähertes Bild. Ein durchaus genaues Schema betreffs der rechtwinkeligen Schneidung würde man gewinnen, wenn man beliebige gerade Linien nach verschiedenen Richtungen hin divergiren lässt, aus den Durchschnittspunkten je zweier benachbarter Kreisbögen zieht, so dass diese sich zu einer continuirlichen Linie verbinden, die den Verlauf eines Markstrahles darstellt; für welchen nun die zugehörigen kreisförmigen (aber excentrischen) Holzringe leicht zu construiren sind, indem man die divergirenden geraden Linien als Tangenten an den Kreuzungsstellen von Markstrahl und Holzringen betrachtet. Diese allerdings umständliche, aber genaue Construction ergiebt dieselben Bilder, wie sie durch die einfache oben beschriebene gewonnen worden. Es lässt sich aber auch ohne diese Construction ganz allgemein zeigen, dass die orthogonal-trajectorischen Markstrahlen so, wie es in Fig. 1 Taf. V dargestellt ist, ihre Convexität jedesmal dem breiteren Theile der Holzringe (die nicht einmal kreisförmig zu sein brauchen), ihre Concavität dem schmäleren zukehren müssen; man bemerkt leicht, dass in der citirten Figur alle rechtwinkelig schneidenden Markstrahlen nach *S* hin concav, nach *N* hin convex sind.

Einen etwas complicirteren Fall zeigt Fig. 2 Taf. V. Für die Holzringe I—V liegt das Zuwachsminimum nach *n* hin, für die folgenden VI bis IX aber nach *S* hin. Im Uebrigen ist die Construction ganz wie bei Fig. 1 durchgeführt: man bemerkt aber, dass mit der Veränderung des Wachsthums der Jahrringe auch die Krümmung der Strahlen sich ändert; der Strahl *abcde* z. B. ist bis zum Kreise V convex nach *S* hin, von dort aus wird sein Lauf *efghk* dagegen concav nach *S* hin. Es leuchtet ein, dass, wenn man die Mittelpunkte der Kreise I—IX nicht in der Linie *SN* (bei

Digitized by Google

1—5, 6—9) liegen liesse, sondern dieselben ganz beliebig vertheilte, so würde der Strahl *adk* eine entsprechende Schlängelung erfahren, an jedem Jahrringe aber seine Convexität nach der dickeren Seite desselben hinkehren.

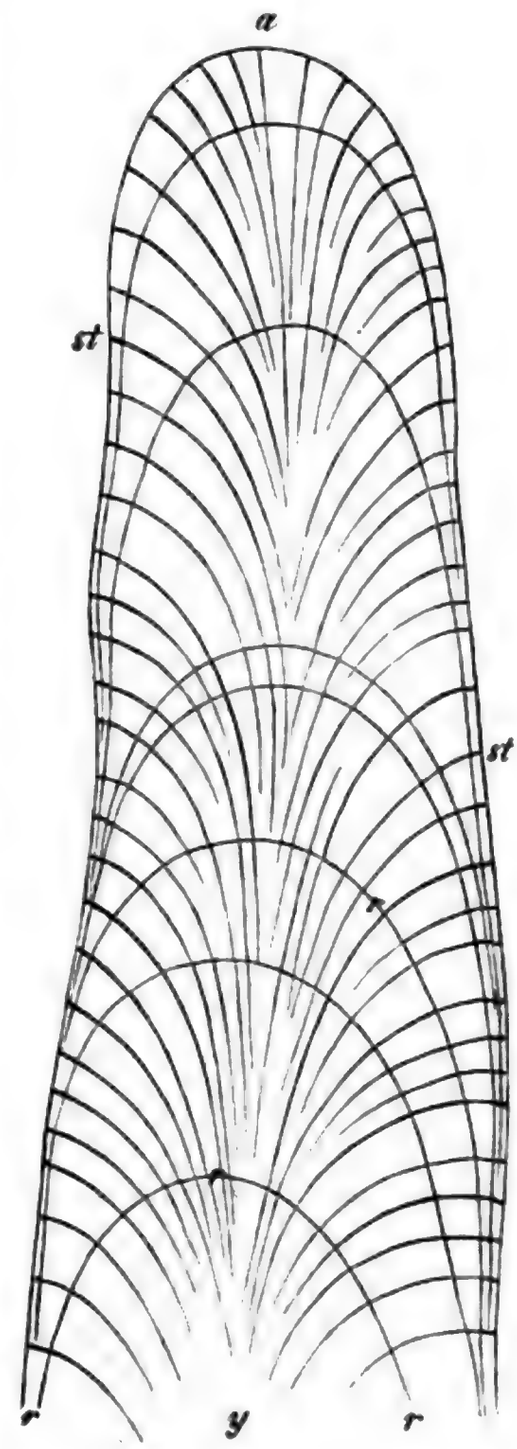
Es genügt für meinen Zweck, derartige Constructionen mit Hilfe von excentrischen Kreisen vorzunehmen, obgleich die wirklichen Jahrringe gewöhnlich anders geformt sind. Das Wesentliche und Uebereinstimmende mit diesen aber liegt darin, dass diese letzteren nach verschiedenen Richtungen hin an Dicke zu- oder abnehmen, was durch excentrische Kreise hinlänglich erreicht wird. Vergleicht man nun mit den Bildern Fig. 1 und 2 Taf. V, welche durch Construction mit rechtwinkeliger Schneidung der Ringe und Strahlen gewonnen sind, die hier in den Text gedruckten Abbildungen von Holzquerschnitten[1]), so erkennt man sofort (z. B. Fig. 1 p. 188), dass auch hier sämmtliche Markstrahlen ihre Concavitäten dem Orte des geringsten Zuwachses der Ringe zukehren, und ist die Form der letzteren so unregelmässig, dass, wie in Fig. 4 und 5, mehr als eine Stelle minimalen Zuwachses vorhanden ist, so richten sich auch die Krümmungen der Markstrahlen danach; jede Schwankung in der Dicke der Ringe findet ihren entsprechenden Ausdruck in einer andern Krümmung der Markstrahlen, wie es der Construction nach sein muss. Diese Regel wird auch in solchen Fällen oft beibehalten, wo die Dickenzunahme der Jahreslagen nach der einen Seite hin eine ganz exorbitante ist; so z. B. bei Fig. 2, wo *rr* die Holzlagen, *st* die Markstrahlen sind. Diese Figur repräsentirt nur einen kleinen Theil des senkrechten Querschnittes einer horizontal ausstreichenden Wurzel eines australischen Baumes (wahrscheinlich einer Myrtacee); der ganze Querschnitt war über 1 m hoch, die Wurzeln glichen einem auf der Kante stehenden hohen Bret von 9—10 cm Dicke; man muss sich oberhalb des Scheitels *a* immer wieder neue Holzlagen von der Form der in Fig. 2 dargestellten aufgelagert denken. Die Holzlagen keilen sich nach unten (*y*) bis zum Verschwinden aus, das organische Centrum derselben war an dem Querschnitt nicht vorhanden. Die Wurzel glich offenbar denen unserer alten Pyramidenpappeln, die ebenfalls zuweilen einige Fuss hoch über die Erde wie Gräten oder Leisten durch einseitiges Dickenwachsthum an der oberen Kante emporwachsen. Denkt man sich unsere Figur um ihre Mittellinie *ay* rotirt, so beschreiben die Grenzen der Holzlagen mantelförmige, die Markstrahlen aber trichterförmige Flächen; das Ganze würde einen zapfenförmigen Körper darstellen, in welchen wir uns nur noch radiale Längswände eingesetzt zu

1) Diese Bilder sind sehr getreu; es wurde auf die mit Glaspapier glattgeschliffene Querfläche des Holzes ein Stück Gelatinpapier gelegt; mit einer Nadel der Verlauf der Ringe und Strahlen und Spalten einradirt; diese Zeichnung sodann mit Bleistiftstaub eingerieben und auf Papier abgedruckt. Nach diesen Bildern wurden die Holzschnitte hergestellt.

Digitized by Google

denken brauchen, um ein Gebilde vor uns zu haben, welches dem Kappensystem einer Wurzelhaube oder eines Samenknospenkerns (Fig. 4 Taf. V) entspricht; ein Gebilde, dessen symmetrisch um die Axe vertheiltes Wachsthum nach dieser und dem Scheitel hin sich steigert und dessen Anticlinen deshalb nach dieser Seite ihre Convexitäten wenden und fächerartig ausstrahlen. Ebenso tritt die Aehnlichkeit der Anordnung in Fig. 2 Taf. V mit der des Längsschnittes durch einen Wurzelvegetationspunkt sofort hervor; der Theil *pno* (etwa bis zur Linie *WO* hinab) repräsentirt den Verlauf der Peri- und Anticlinen des Vegetationspunktes (vergl. Fig. 11 Taf. IV), während die Partie *pp' No' on* dem Bau der Wurzelhaube entspricht; an dem Holzquerschnitt Fig. 2 Taf. V ist die Linie *Nn* der geometrische Ort der Maximalzuwachse der Jahrringe, ihre Verlängerung abwärts giebt die Orte der minimalen Zuwachse der Ringe in die Dicke, wäre aber die obere Hälfte der Fig. 2, nämlich *WNO* der Längsschnitt eines Wurzelendes, so wäre die Linie *NS* die Längsaxe desselben und die Figur würde jetzt bedeuten, dass innerhalb des Vegetationspunktes *pno* alle periclinen Schichten nach der Axe hin abnehmend, in der Haube *pp' No' o* aber alle periclinen Schichten nach der Axe hin zunehmend wachsen. Da es sich bei den Zellwandnetzen wesentlich nur um die Form des Umrisses und die rechtwinkelige Schneidung der Peri- und Anticlinen handelt, so erhält man eben Bilder, welche einander im Wesentlichen ähnlich sind, obgleich es sich das eine Mal um Querschnitte, das andere Mal um Längsschnitte handelt. Dies tritt auch wieder bei Betrachtung der Fig. 3 eines Querschnittes durch das Holz von Aristolochia Sipho hervor. Fig. 3 links ist nach einer Photographie, die ich de Bary verdanke, durchgepaust; rechts ist das Schema für die Markstrahlen und Holzlagen nach möglichst genauer recht-

Fig. 2.

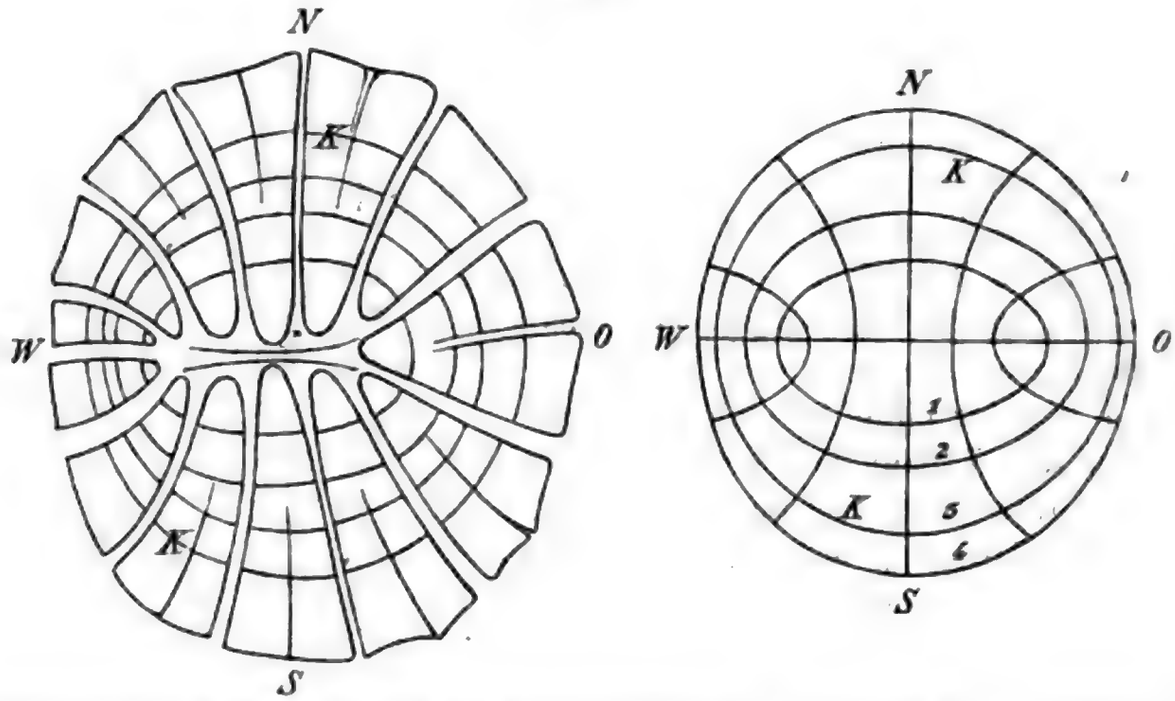


Einige Jahreslagen aus dem Querschnitt einer australischen Wurzel (s. Text).

Digitized by Google

winkeliger Schneidung gegeben. Da hier nun die inneren periclinen Schichten (Holzringe) zufällig nahezu Ellipsen sind, so giebt die recht-

Fig. 3.



Links Querschnitt des Holzkörpers mit sehr dicken Markstrahlen von Aristolochia Sipho; nach einer vergrösserten Photographie. Rechts das Schema für den Verlauf der Strahlen bei rechtwinkeliger Schneidung mit den Holzringen, von denen 1 und 2 Ellipsen (gestreckt von *O* nach *W*), 3 ein Kreis (*k*) und 4 ein Oval gestreckt von *N* nach *S* ist.

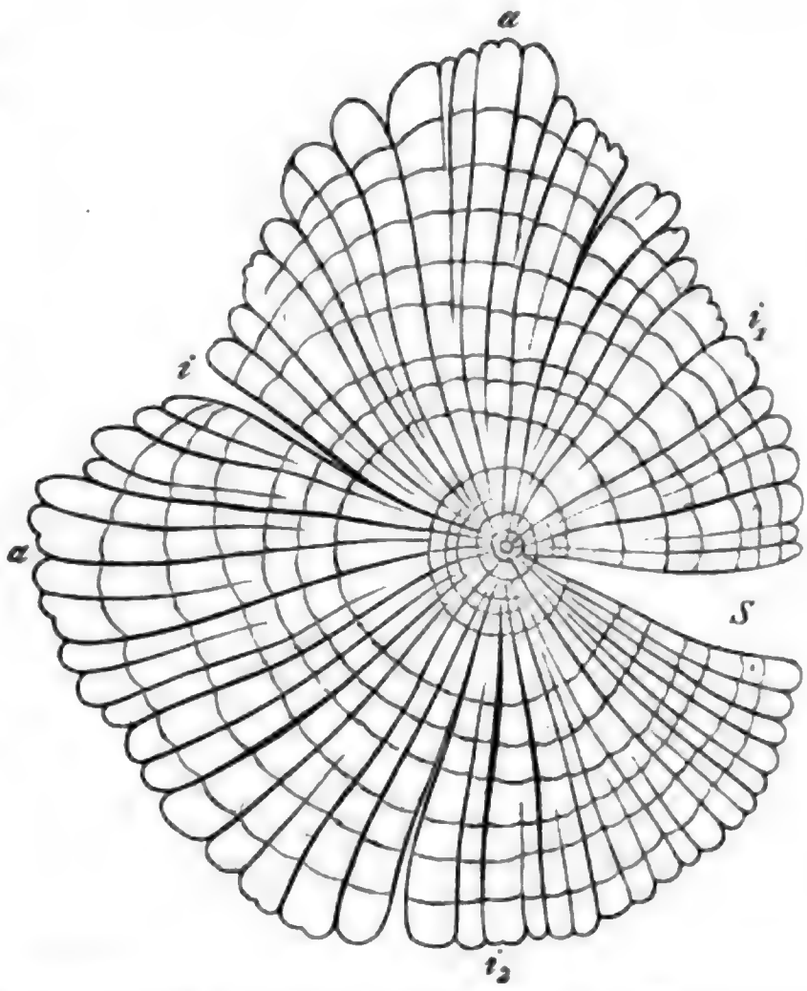
winkelige Schneidung ein Bild, wie es z. B. die Fig. 2 *A*, *B*, *D*, *E* p. 68 I. Heft) von ganz anderen Organen repräsentirt. Selbst die ersten Zellwände eines Marsilia- oder Salvinia-Embryos, im optischen Medianschnitt gesehen, rufen dasselbe Bild mit geringen, in der abweichenden Umrissform begründeten Abweichungen hervor. Die ungemein charakteristischen Bilder der Zellhautnetze auf Längs- und Querschnitten der verschiedensten Organe kehren immer wieder, weil bei ähnlicher Form des Flächenumrisses in Folge der rechtwinkeligen Schneidung der Wände nothwendig ähnliche Bilder entstehen müssen, ganz gleichgiltig, welche morphologische Bedeutung die verglichenen Dinge haben.

Nach den vorausgehenden Betrachtungen wird es kaum noch zweifelhaft sein, dass die Markstrahlen als orthogonale Trajectionen der Jahrringe zu betrachten sind. Die mikroskopische Beobachtung aber zeigt, dass der Richtung der Markstrahlen entsprechend auch die Holzzellen selbst (sofern nicht Störungen durch das Wachsthum der Gefässröhren bewirkt werden) radiale Reihen bilden und dass sie, den Jahrringen entsprechend, zugleich in peripherische Reihen geordnet sind. Von den meist ohnehin geringen Wandbrechungen abgesehen, erscheint daher der Querschnitt eines Holzkörpers von festen Wänden durchzogen, von denen die einen, die periclinen, eine Schaar meist in sich geschlossener Curven darstellen, die von anticlinen Wänden rechtwinkelig geschnitten werden.

Digitized by Google

Der periodische Wechsel der Bildung von Frühlings- und Herbstholz bedingt es, dass man die Richtung der periclinen Wände an den Jahresgrenzen der Holzlagen auch mit unbewaffnetem Auge erkennt, die Bildung von Markstrahlen versinnlicht uns ebenso die Richtungen, welche die Anticlinen an verschiedenen Stellen des Holzkörpers einschlagen. Sind die Markstrahlen, wie es zuweilen geschieht, dem unbewaffneten Auge unkenntlich, so geben uns die durch Austrocknung entstehenden Risse die Richtung der anticlinen Wände des Holzkörpers an. Auch die Jahrringe können undeutlich sein, wie bei vielen tropischen Hölzern, bei denen man aber doch gewöhnlich pericline Schichtungen der Holzsubstanz hinreichend deutlich erkennt.

Fig. 4.



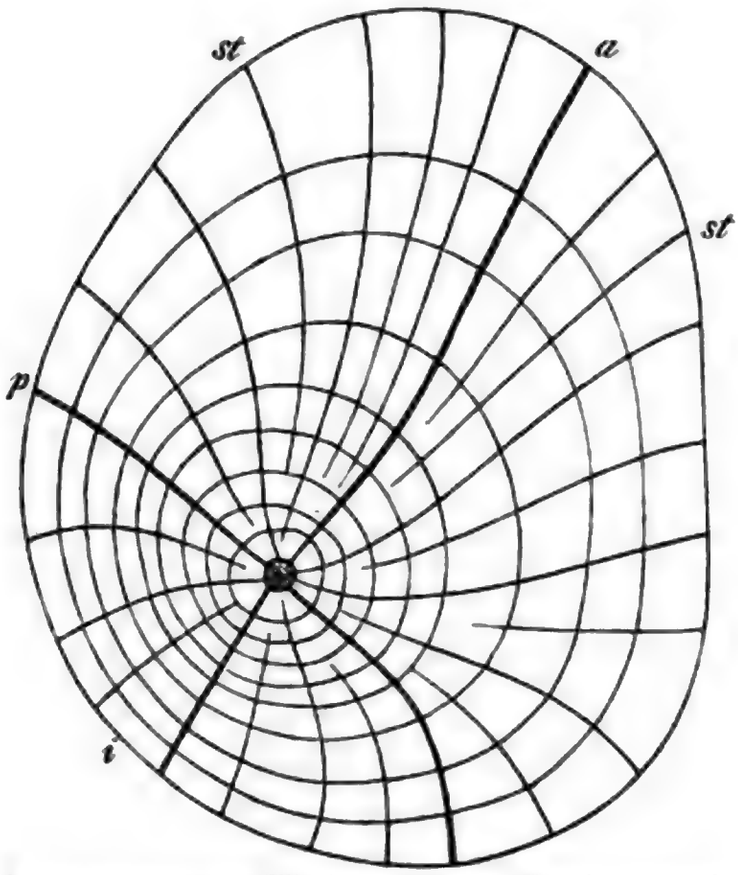
Stammquerschnitt von Casuarina equisetifolia; *aa* zwei Stellen maximalen, *i*, i_1, i_2 solche geringeren Zuwachses; *S* breiter Spalt durch Austrocknung entstanden.

Indessen wurde oben bereits kurz erwähnt, dass der Verlauf der Markstrahlen eine Veränderung erfahren kann, wenn die Jahrringe nach einer Seite hin vielmal dicker sind als an der Seite des minimalen Holzzuwachses. Ein recht klares Beispiel liefert der Holzquerschnitt eines Stammes von Tilia heterophylla in Fig. 5. Man bemerkt, dass die Markstrahlen zwar auch hier noch der Regel folgen, wonach sie sämmtlich ihre Convexitäten nach demjenigen Radius hinwenden, auf welchem der stärkste Holzzuwachs stattfindet; man gewahrt dabei aber zugleich, dass die Krümmung der Strahlen eine zu geringe ist, die von ihnen beschriebenen Bögen sind zu flach, als dass sie die Jahrringe rechtwinkelig schneiden könnten; auch zeigt die genaue Betrachtung der Kreuzungsstellen von Herbstholzlagen und Markstrahlen, dass hier wirklich schiefe Winkel entstehen. Aber alle Strahlen verhalten sich in dieser Beziehung gleichartig und folgen einer bestimmten Regel; die hier schiefwinkelige Schneidung kann leicht

Digitized by Google

als eine Abänderung der typisch rechtwinkeligen erkannt werden; die Markstrahlen verhalten sich nämlich so, als ob sie ursprünglich orthogonale Trajectorien der Jahrringe gewesen, dann aber gegen die Linie stärksten Zuwachses hin zurückgebogen worden und in ihren Krümmungen abgeflacht wären. Zur näheren Erklärung diene Fig. 1 Taf. V, wo die mit *r r r* bezeichneten, ausgezogenen Linien den orthogonal trajectorischen Verlauf der Strahlen bedeuten, wie oben erklärt wurde; die mit *v v v* bezeichneten punktirten Linien geben dagegen den Verlauf der verschobenen Markstrahlen an; sie sind, wie man sieht, weniger gekrümmt, abgeflacht; es ist so, als ob die Markstrahlen elastische Stäbe wären, welche die durch die Linien *r r r* repräsentirte Form besässen, die man aber an ihren peripherischen Enden (bei *v v*) angefasst und dann gegen den Punkt *N* hin rückgebogen hätte.

Fig. 5.



Stammquerschnitt von Tilia heterophylla; *a* Seite des maximalen, *i* des minimalen Zuwachses; *st* Markstrahlen; *p* Sprünge.

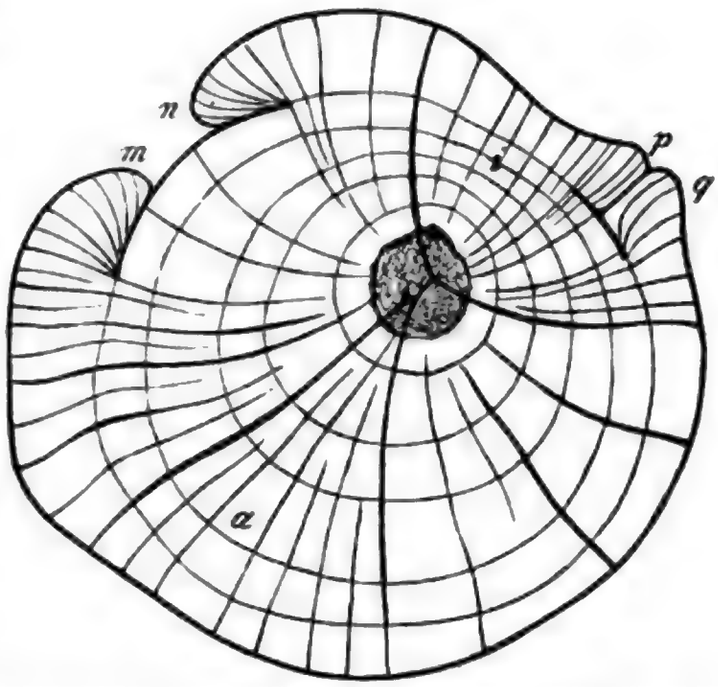
Es ist nun hervorzuheben, dass ich in allen Fällen, wo ich auf Holzquerschnitten schiefwinkelige Schneidung der Ringe und Strahlen wahrgenommen habe, dieselbe Regel bestätigt fand; niemals waren die Strahlen etwa nach dem Orte des stärksten Zuwachses concav, sondern immer convex, aber weniger als es die rechtwinkelige Schneidung verlangt. Es muss der Verschiebung der Strahlen also eine Ursache zu Grunde liegen, die mit der ungleichen Vertheilung des Wachsthums innerhalb eines jeden Jahrringes zusammenhängt; offenbar wird der im Cambium liegende jüngste Theil des Markstrahls schon hier nach der Seite des stärksten Zuwachses hinüber gedrängt, und wahrscheinlich deshalb, weil auf jener Seite die Widerstände, welche das allseitige Ausdehnungsstreben des Cambiums zu überwinden hat, geringer sind, als auf der andern Seite.

Eine willkommene Bestätigung findet diese Ansicht in dem Verlauf der Markstrahlen solcher Holzringe, welche in Folge partieller Entrindung (also einseitiger Druckverminderung) Ueberwallungswülste bilden. Die hier nebenstehende Fig. 6, ein Querschnitt eines Astes von Ailanthus glandu-

Digitized by Google

losa, zeigt bei *m n* und bei *p q* solche Ueberwallungen; die Holzmasse macht an diesen Stellen den Eindruck, als ob sie über die Wundfläche als dicker Teig hingeflossen oder hinübergedrückt worden wäre und die in ihr liegenden Markstrahlen mit sich fortgezogen hätte. Dasselbe Verhalten findet man in Holzschnitt Fig. 1 (p. 188) an den Ueberwallungswülsten *m*, *n*, *p* eines Prunus-Astes und Gleiches habe ich in vielen anderen Fällen beobachtet.

Fig. 6.



Astquerschnitt von Ailanthus glandulosa; *a* Seite der maximalen Holzzuwachse, *i* die der minimalen, *m n* und *p q* Ueberwallungswülste des letzten Jahrrings an Stellen, wo Rindenstreifen abgerissen waren. Die feineren Strahlen sind Markstrahlen, die dicken sind Sprünge.

Jedenfalls lässt sich aus diesen Erfahrungen der Satz ableiten, dass im Holzkörper (oder eigentlich in der cambialen Zone desselben) die anticlinen Wände nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin oder von dem Orte des geringsten Zuwachses weggebogen werden und zwar so, dass ihre Krümmung dahin abgeflacht, die rechtwinkelige Schneidung in eine schiefwinkelige verschoben wird.

In dieser Fassung kann der Satz nun auch ohne Weiteres auf Vegetationspunkte angewendet werden. Wie ich schon früher (p. 49) hervorhob, kommt es besonders bei sehr dicken Wurzelenden vor, dass die auf dem Längsschnitt sichtbaren Peri- und Anticlinen einander nicht rechtwinkelig schneiden; in allen mir bekannten Fällen verhalten sich dabei die Anticlinen so, wie die Markstrahlen der Holzquerschnitte; ihre Krümmungen sind zu flach, es ist, als ob sie von dem Scheitel, dem Orte des schwächsten Wachsthums, weg- und zurückgebogen worden wären und so, wie bei den Holzquerschnitten, tritt die Erscheinung nur bei solchen Wurzellängsschnitten auf, wo die periclinen Schichten vom Scheitel aus nach hinten sehr rasch an Dicke zunehmen. Um die Thatsache richtig aufzufassen, denke man, Fig. 8 auf Tafel IV (des vorigen Heftes) sei der Vegetationspunkt einer Wurzel, deren pericline Schichten nach rückwärts sich rasch verbreiten; in Folge dessen würden die Anticlinen eine zu flache Krümmung haben, um die Schichten rechtwinkelig zu schneiden; die Uebereinstimmung mit dem Verhalten eines Holzquerschnittes würde dann sofort einleuchten, wenn man sich die Periclinen in Fig. 8 (Taf. IV) rückwärts so

Digitized by Google

fortgesetzt dächte, dass sie geschlossene Curven bilden, wie die Jahrringe in Fig. 1 Taf. V, die Längsaxe der Wurzelspitze würde dann der Linie *NS*, der Queraxe des Holzes, entsprechen.

Es wird nun Aufgabe weiterer Forschung sein, festzustellen, ob auch in anderen Fällen, wo in Meristemgebilden schiefe Schneidung der anti- und periclinen Wände beobachtet wird, die hier geltend gemachte Auffassung beizubehalten ist. Theoretisch ist so viel klar, dass die rechtwinkelige Schneidung der Theilungswände nicht nur durch nachträgliches Wachsthum verschoben werden kann, sondern dass unter Umständen schon während der Theilung Kräfte in Action treten können, welche die Richtung der neu entstehenden Wände von ihrer normalen ablenken; denn die rechtwinkelige Schneidung selbst muss ja auf mechanischen Ursachen beruhen, die natürlich durch gelegentlich zur Geltung kommende andere mechanische Einflüsse modificirt werden können; und solche Ursachen lassen sich ausser der oben beleuchteten noch manche andere denken. Statt aus den unzähligen Fällen, wo das Princip der rechtwinkeligen Schneidung gilt, einige wenige herauszuklauben, die ihm scheinbar widersprechen, sollte man sich lieber bemühen, nachzuweisen, ob diese letzteren überhaupt als Ausnahmen zu betrachten oder nicht vielmehr auf die allgemeine Regel zurückzuführen sind; zu Letzterem gehört freilich sorgfältiges Nachdenken, welches ich in den Einwendungen von Kienitz-Gerloff (Bot. Zeitg. 1878, p. 58) leider vermisse.

§ 2. Das Causalverhältniss von Wachsthum und Zelltheilung

wird, wie die gesammte Literatur über Zelltheilungsfolgen an Vegetationspunkten, Embryonen u. dgl. deutlich zeigt, bisher so aufgefasst, dass man die Zelltheilungen überhaupt für eine der wesentlichsten Ursachen des Wachsthums hält, indem man aus der Art der Zelltheilungen die Art und Vertheilung des Wachsthums ableitet. Diese Auffassung ist aber eine unrichtige; Wachsthum der verschiedensten Art kann ohne Zelltheilungen stattfinden, und wo die letzteren dem Wachsthum folgen, da hängt die Form des Zellnetzes, die Anordnung der Zellen ganz wesentlich von der Vertheilung und Art des Wachsthums ab und zwar so, dass durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Wände die Anordnung der Zellen innerhalb gewisser Grenzen bestimmt ist, sobald die durch das Wachsthum bewirkte Form und Formänderung bekannt ist. Ebenso hängt es nur von dem durch die specifische Natur eines Pflanzentheils bestimmten Wachsthum ab, ob er einen oder mehrere Vegetationspunkte besitzt, d. h. solche Orte, wo die Pflanzensubstanz den embryonalen Character beibehält; nicht aber davon, ob an solchen Stellen Zelltheilungen stattfinden. Ich habe diese Auffassung schon in meiner ersten Abhandlung in den Vordergrund gestellt, möchte hier aber noch einmal darauf zurückkommen.

Digitized by Google

Man wird nicht wohl bestreiten können, dass die wachsenden Sprossenden des Stammes von Caulerpa, Vaucheria, Bryopsis, Mucor und anderen Coeloblasten im weitesten Sinn für diese Pflanzen dieselbe Bedeutung haben, wie die zelligen Vegetationspunkte für die Florideen, Moose und Gefässpflanzen; da jene Pflanzen überhaupt nur zum Zweck der Fortpflanzung theilweise in Zellen zerfallen, nicht aber während des Wachsens durch Wände gefächert werden [1], so unterbleibt dies eben auch in ihren Vegetationspunkten, die deshalb nicht weniger dieselbe Rolle spielen, wie die Vegetationspunkte cellulärer Pflanzen. Ebenso wird man die aus einem Bündel nicht cellulärer, ungegliederter Schläuche bestehenden Sprossenden von Codium tomentosum als Vegetationspunkte in demselben Sinne bezeichnen dürfen, wie die aus gegliederten Pilzfäden bestehenden Sprossenden der Strauchflechten, z. B. der Usneen; sie haben für das Wachsthum und die morphologische Gliederung eben dieselbe Bedeutung wie die Vegetationspunkte der eigentlich cellulären Pflanzen, deren sämmtliche Zellen als Abkömmlinge einer Scheitelzelle oder doch wenigstens des Urmeristems am Scheitel zu erkennen sind. Die Sphacelarien leiten uns hinüber zu den Pflanzen mit gewöhnlicher Gewebebildung. Bei ihnen entspricht die grosse sogenannte Scheitelzelle nicht nur dem Vegetationspunkt, sondern dem ganzen wachsenden Spross-Ende höherer Pflanzen, da Geyler [2] gezeigt hat, dass die von jener »Scheitelzelle« abgelegten Gliederzellen weder in die Länge noch in die Dicke wachsen; der ganze wachsende Theil dieser Pflanzen ist also nicht cellulär, erst in den älteren nicht mehr wachsenden Partien des Sprosses vollziehen sich die zahlreichen Theilungen, diese werden cellulär, obgleich sie nicht mehr wachsen; ein schönes Beispiel der gänzlichen Unabhängigkeit des Wachsthums von den Zelltheilungen bei Pflanzen, die doch zu letzteren befähigt sind. Diese Fächerung des Raums durch Wände, wie es Hofmeister nannte, erfolgt bei anderen Kryptogamen, denen der Sprachgebrauch Scheitelzellen zuschreibt, dagegen schon sehr nahe am Scheitel des Vegetationspunktes [3], entweder so, dass der Scheitelraum durch mehrere grössere Zellkammern eingenommen ist, wie bei Fucus

---

1) Es wäre gewiss besser, die Coeloblasten als nicht celluläre Pflanzen zu bezeichnen, statt zu sagen, sie seien einzellig; durch ihr nicht von Zelltheilung begleitetes Wachsthum unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den Desmidieen, Bacillariaceen u. a., deren Wachsthum von rhythmisch wiederholten Zelltheilungen begleitet wird, worauf die so entstandenen Zellen als einzellige Pflanzen für sich leben oder auch zeitweilig verbunden bleiben können (Sachs in phys.-med. Ges. zu Würzburg, 23. Novbr. 1878).

2) Geyler, Jahrb. für wiss. Bot. IV. 486.

3) Nach dem hier angedeuteten Gedankengange erscheint die Scheitelzelle des Sprachgebrauchs nicht nur als eine Lücke im cellulären Bau dieser Pflanzen, sondern man erkennt auch, dass diese Lücke, phylogenetisch betrachtet, ein Ueberrest des nicht cellulären Baues der Coeloblasten ist; dieser Rest schwindet erst bei den Phanerogamen, wo der celluläre Bau lückenlos bis zum Scheitel reicht.

Digitized by Google

(Rostafinski) und in der Wurzelspitze der Marattiaceen, oder und zwar gewöhnlich so, dass nur eine einzige von ein, zwei oder drei Anticlinen eingefasste ungefächerte Lücke übrig bleibt, die man als Scheitelzelle bezeichnet. In diesen Fällen, bei manchen Algen, Charen, Moosen, Equiseten, Farnen, Rhizocarpen und Selaginellen beginnt die Fächerung des von der Scheitelzelle eingenommenen Raumes mit der Bildung von anticlinen Wänden, durch welche die »Segmente« abgeschnitten werden; erst in diesen treten auch pericline und radiale Wände auf, durch welche der gekammerte Raum des Vegetationspunktes zugleich eine peripherische Schichtung resp. radiale Reihen gewinnt, die aber hier nicht bis zum Scheitel reichen. Bei den genannten Pflanzen wird dies schon im Embryo eingeleitet, wo nach der Theilung desselben in Quadranten oder Octanten, in einem derselben (dem langsamst wachsenden) die zunächst entstehenden Wände den vorausgehenden parallele Anticlinen sind, wodurch die erste sich segmentirende Scheitelzelle gebildet wird, während die rascher wachsenden Theile des Embryos schon pericline Wände bilden. Der Embryo der Phanerogamen dagegen wird in seiner ganzen Masse, nachdem die Quadranten- und Octantentheilung vorüber ist, durch Peri- und Anticlinen zerklüftet und schon hier die Schichtung angelegt, welche in dem langsamst wachsenden Theile, dem Vegetationspunkt, hinfort erhalten bleibt; in diesem erfolgen die weiteren Theilungen bis zum Scheitel hin immerfort durch anti- und pericline und radiale Wände; wenn dabei zuweilen am Scheitel einzelne dieser Wände ausbleiben, so kann man auch hier von einer Scheitelzelle reden, die aber für den ganzen Wachsthumsmodus keine weitere Bedeutung hat.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass der Unterschied, der sich in dem Vorhandensein einer Scheitelzelle bei vielen Kryptogamen und dem geschichteten Bau des Vegetationspunktes der Phanerogamen ausspricht, auch so bezeichnet werden kann, dass bei jenen dem Wachsthum des Scheitels zunächst nur anticline Theilungswände folgen, während bei diesen von vorneherein anticline und pericline (und radiale) Wände auch im Scheitel des Vegetationspunktes vorhanden sind und mit fortschreitendem Wachsthum desselben immer wieder eingeschaltet werden. Dies ist der nüchterne Ausdruck der Thatsache, während die bisherige Auffassung der Scheitelzelle und ihrer Segmente auf Grund des sinnlichen Eindrucks dieselbe allzusehr in den Vordergrund der Betrachtung stellt, wobei dann unbegreiflich bleibt, warum mit dem Formwechsel des Scheitels die Scheitelzelle verschwindet (Farnprothallien) oder bald zwei-, bald drei-, bald vierreihige Segmentirung erfährt, wie bei Selaginella [1]), während gerade solche Vorkommnisse bei meiner Auffassung der Sache als eine einfache Folge veränderter Form des Vegetationspunktes und des Princips der rechtwinke-

1) Treub: Sellaginella Martensii. Leyden 1877.

Digitized by Google

ligen Schneidung bei verlangsamter Periclinenbildung am Scheitel, sich leicht erklären lassen.

Wenn die einfache Nebeneinanderstellung der bekanntesten Thatsachen, wie sie hier versucht wurde, lehrt, dass die Vergrösserung und Gestaltung der Vegetationspunkte und ihrer Aussprossungen nicht von der Zelltheilung abhängt, dass diese sich vielmehr nach jener und dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung richtet, so erscheint andrerseits auch das Vorhandensein von Vegetationspunkten selbst nur als eine besondere, freilich sehr häufig vorkommende Form der Vertheilung des Wachsthums. Wie ich am Schluss meiner ersten Abhandlung andeutete, sind die Vegetationspunkte trotz ihres sehr langsamen Wachsthums doch von grosser Wichtigkeit, weil in ihnen das ursprüngliche embryonale Gewebe sich beständig regenerirt: durch ihr Vorhandensein ist für künftige Neubildung von Organen gesorgt; wo eine solche jedoch ausserhalb des Bildungsplanes (sit venia verbo) liegt, da verwandelt sich eben das gesammte ursprüngliche Embryonalgewebe in Dauergewebe und es bleibt kein Vegetationspunkt übrig; so ist es z. B. bei den jungen Lebermoosfrüchten, die, da sie keinen Vegetationspunkt haben, auch keine Scheitelzelle besitzen; auch die Früchte der Angiospermen sind hier zu erwähnen: wenn sich z. B. der nussgrosse Fruchtknoten einer Cucurbita zu einem centnerschweren Kürbis entwickelt, so findet dieses ausgiebige Wachsthum ohne Vermittlung eines Vegetationspunktes, aber doch unter vielfach wiederholter Zelltheilung statt, und ähnlich verhalten sich viele Blätter, während andere wie die mancher Farne (Pteris aquilina) lange Zeit mit Vegetationspunkten fortwachsen, um erst zuletzt ganz in Dauergewebe überzugehen; das sind allbekannte Dinge, die ich nur anführe, um zu zeigen, dass ausgiebiges Wachsthum mit sehr ausgiebiger Zelltheilung auch ohne Vegetationspunkte stattfindet. Und Entsprechendes finden wir auch wieder unter den nicht cellulären Pflanzen, z. B. bei Acetabularia bezüglich des Schirms.

Die vorausgehenden, z. Th. kritisirenden Betrachtungen verfolgen den Zweck, den Begriff »Wachsthum« soweit zu klären, dass er einer wissenschaftlichen Behandlung mehr als bisher zugänglich wird. Es ist gewiss rathsam dem Worte die bisher übliche doppelte Bedeutung zu belassen, in welcher es einerseits die Volumenzunahme, andrerseits die Gestaltveränderung der Organe bedeutet; denn beides hängt so innig zusammen, dass es als zusammengehörig auch seinen sprachlichen Ausdruck finden sollte, ebenso wie man bei dem Wachsthum der Krystalle nicht nur an ihre Vergrösserung, sondern auch an ihre Gestalt denkt. Ist nun das Wachsthum in diesem Sinne das wichtigste und gewiss auch schwierigste Problem der Botanik, so wird es nützlich sein, das ihm Wesentliche, sich überall geltend Machende in den Vordergrund zu stellen und die nur secundär damit verbundenen Erscheinungen auch als solche zu behandeln. Zu diesen secundären Erscheinungen aber rechne ich vor Allem die Zellbildungen im wachsenden

Digitized by Google

Organ; ebenso die Thatsache, dass ein Organ mit oder ohne Vegetationspunkt wachsen kann. Dass Volumenzunahme und Gestaltung (also Wachsthum) ohne Zellbildungen im Inneren in allen wesentlichen Momenten gerade so stattfindet, wie mit diesen, zeigen die Siphoneen zur Genüge. Tritt nun bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen in den wachsenden Theilen Zerklüftung des inneren Raumes durch Zelltheilungen auf, so wird man also in diesen nicht die Ursache des Wachsthums zu suchen haben: das Cellulär-Werden des Innenraumes ist dann eben eine Erscheinung für sich, deren Ursache wir ebensowenig kennen, wie die des Wachsthums selbst, die aber nach dem Gesagten nothwendig dem Wachsthum untergeordnet sein muss. Die Art und Weise aber, wie sich die Zerklüftung des Innenraumes eines wachsenden Organs durch Zelltheilungen dem Wachsthum des Ganzen anschliesst, wird wenigstens zum Theil durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung beleuchtet. Die Vorgänge im Vegetationspunkt zelliger Pflanzen werden durchsichtiger, sie werden als Causalreihe aufgefasst, wenn wir von den Gestalt- und Volumenänderungen des Organs als von dem primär Gegebenen ausgehen und nun zeigen können, dass, wenn überhaupt Zellbildung erfolgt, diese der gegebenen Form des Organs, also dem Wachsthum nach einer bestimmten allgemeinen Regel sich anschmiegt, und diese Regel ist durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungsflächen so vollständig gegeben, dass in vielen einfacheren Fällen (bei der Theilung von cylindrischen Fäden, dem Randwachsthum von Scheiben, den ersten Theilungen von Embryonen u. s. w.) nur die Form des Organs bekannt zu sein braucht, um das Zellnetz in dasselbe hineinconstruiren zu können. In complicirteren Fällen freilich müssen dazu noch weitere Anhaltspunkte gegeben sein, da sich einstweilen z. B. nicht entscheiden lässt, warum bei den Kryptogamen im Vegetationspunkt zuerst immer nur Anticlinen entstehen, während bei den Phanerogamen Anti- und Periclinen (und Radialwände) bis in den Scheitelraum lückenlos hinaufreichen. Betrachtet man diesen Unterschied jedoch als gegeben, so kann man mit Hilfe des Princips der rechtwinkeligen Schneidung in einen Vegetationspunkt von bestimmter Form das Zellnetz eintragen, ohne dabei wesentliche Verstösse gegen die Natur zu machen; die bisher so sehr betonte Zeitfolge in der Entstehung der verschiedenen Wandstücke ergiebt sich freilich nicht aus dem Princip, aber sie ist auch, soweit es sich nicht um den oben genannten Unterschied phanerogamer und kryptogamer Organe handelt, von untergeordneter Bedeutung, da alle neueren Beobachter immer wieder hervorheben, dass an Embryonen und in anderen Fällen die zeitliche Reihenfolge der einander rechtwinkelig aufgesetzten Wände bei derselben Species keine constante sei, ein Beweis, dass die räumliche Anordnung das wesentliche, die zeitliche Entstehungsfolge das unwesentliche ist. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint dann auch der Unterschied zwischen Vegetationspunkten mit und solchen ohne Scheitelzelle als ein unwesent-

Digitized by Google

licher, denn denken wir uns die zeitliche Reihenfolge der Wände in einem Vegetationspunkt mit Scheitelzelle (etwa bei Equiseten) verändert, entstünden im Raume der Scheitelzelle schon, anstatt erst in den Segmenten pericline und radiale Wände, so würde der Vegetationspunkt das Ansehen eines geschichteten phanerogamen Scheitels annehmen; etwas Aehnliches geschieht ja bei älteren Farnprothallien nach Kny und Bauke wirklich.

§ 3. Anwendungen auf speciellere Fälle.

Bei Meristemkörpern mit geschichtetem Bau, d. h. mit vollständig entwickelten Periclinen findet man vorwiegend zwei typische Formen von Zellwandnetzen: 1) solche, wo sämmtliche Schichten gegen die gemeinsame Symmetrieaxe hin, von der sie rechtwinkelig geschnitten werden, an Dicke abnehmen, wie z. B. bei allen geschichteten Vegetationspunkten (vergl. das Schema Fig. 5 *A*, Taf. V) von Thallomen, Sprossen und Wurzeln; und 2) solche, wo umgekehrt alle Schichten nach der gemeinsamen Wachsthumsaxe hin an Dicke zunehmen, wie in dem Schema Fig. 4 *B*, Taf. V. Aus der in § 1 entwickelten Regel ergiebt sich, dass nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung im ersten Falle alle Anticlinen ihre Concavitäten der Symmetrieaxe scheitelwärts zukehren müssen (Schema Fig. 5, Taf. V), während im zweiten Falle (Schema Fig. 4. Taf. V) alle Anticlinen ihre Convexitäten der Axe scheitelwärts zukehren. — Diese characteristischen Zellhautnetze verdanken ihr eigenthümliches Gepräge ganz allein der Verschiedenheit des Wachsthums, denn die ihm entsprechende Zelltheilung richtet sich allein nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung und ist in beiden Fällen ganz gleichartig von diesem beherrscht. In Schema 5 *A* (Taf. V) wachsen alle Schichten, welche durch die Periclinen 1, 2, 3, 4, 5 begrenzt sind, um so weniger in die Dicke, je mehr sie sich der Axe und dem Scheitel nähern; sie verhalten sich ganz ähnlich, wie die Jahrringe eines Holzquerschnitts auf der Seite des geringsten Zuwachses, wie in Fig. 2, Taf. V in der Region *pno*; so wie hier die orthogonal trajectorischen Markstrahlen sich der Axe der jährlichen schwächsten Zuwachse (Verlängerung von *Nn* abwärts) concav zuneigen, so kehren auch die Anticlinen in Fig. 5, Taf. V unter A ihre Concavität der gemeinsamen Symmetrieaxe zu; diese ist hier zugleich die Längsaxe des Organs, bei Fig. 2 dagegen ein Querdurchmesser desselben, was, wie schon oben gezeigt wurde, für die Form des Zellhautnetzes gleichgiltig ist. Ebenso lassen sich die nach der Symmetrieaxe hin an Dicke zunehmenden Schichten des Schemas Fig. 4 B mit den an dem Holzquerdurchschnitt Fig. 1 (Taf. V) nach der Linie 1 *N* hin an Dicke zunehmenden Holzlagen vergleichen; wie hier alle orthogonal trajectorischen Markstrahlen ihre Convexität der Axe des stärksten Dickenzuwachses zukehren, so auch bei Fig. 4 *B*, obgleich auch diese letztere einen Längsschnitt darstellen soll, etwa den eines jungen Knospenkerns einer Samenknospe.

Digitized by Google

Ich habe auf diese beiden Wachsthumstypen meristematischer Gebilde schon in meiner ersten Abhandlung hingewiesen, und da ich dort immer von solchen Schematen ausging, welche mit Hilfe der Kegelschnitte construirt waren, so bezeichnete ich die dem ersten Typus entsprechenden Zellhautnetze als »confocale«, die dem zweiten entsprechenden aber als »coaxiale«. Ich wünschte nicht, dass diese beiden Bezeichnungen in die Nomenklatur aufgenommen würden, da sie nur auf bestimmte Fälle passen. Das oben hervorgehobene allgemein Characteristische der beiden Typen ist nicht an den Umstand gebunden, ob die Peri- und Anticlinen zufällig confocale Parabeln, Ellipsen und Hyperbeln sind, sondern es tritt ganz unabhängig davon überall da hervor, wo Schichten nach ihrer Symmetrieaxe hin schmaler oder dicker werden. Es wird bei der weiteren Ausbildung dieses Theils der Wachsthumstheorie gewiss erwünscht sein, die beiden Typen durch besondere Benennungen zu unterscheiden; einstweilen will ich den ersten Typus als »gewöhnliche Schichtung«, den zweiten als »Kappenschichtung« bezeichnen, letzteres mit Rücksicht darauf, dass man den entsprechenden Bau der meisten Wurzelhauben längst als »Kappenbildung« bezeichnet.

Da dauernd thätige, zumal vorwiegend dem Längenwachsthum der Axen dienende Vegetationspunkte die gewöhnliche Schichtung zeigen (Fig. 5 Taf. V bei *A*), so ist es nicht ohne Interesse, sich zu fragen, wie diese Form der Schichtung ursprünglich zu Stande kommt. Versucht man, sich dies schematisch klar zu machen, und wo möglich zunächst an einem recht einfachen Falle, wie er durch Fig. 5 Taf. V versinnlicht ist, wo *B* und *C* zwei Entwicklungsstadien secundärer, aus *A* hervorwachsender Vegetationspunkte bedeuten sollen, so ergiebt sich, dass in frühesten Stadien der Entstehung eines neuen Vegetationspunkts nothwendig zuerst eine Kappenbildung eintreten muss, wie in Fig. 5 bei *C*. Der neue Vegetationspunkt, dessen Wachsthumsaxe *c c* nothwendig die vorhandenen periclinen Schichten quer durchsetzen muss, kann unter den hier obwaltenden Bedingungen eben nur dadurch entstehen, dass diese Schichten selbst hier stärker als sonst in die Dicke wachsen und demzufolge sich hier spalten; so z. B. die Schicht II durch die Pericline *x x*, die Schicht III durch die Pericline *y y*. Dabei müssen die diese Partien begrenzenden Anticlinen nothwendig fächerartig auseinandergebogen werden so, dass sie der neuen Wachsthumsaxe *c c* ihre Convexitäten zukehren, wie die Figur bei *a b* erkennen lässt. Es leuchtet aber ein, dass, wenn die Schicht II, da wo sie von der Axe *c c* geschnitten wird, sich nicht oder nur langsam verdickt, dagegen entfernt von der Axe *c c* stärker an Dicke zunimmt, während die Schicht III vorwiegend in Richtung der Axe *c c* wächst, dass dann der neue Vegetationspunkt *C* die Form *D* (Fig. 5 Taf. V) annehmen kann, wo die gewöhnliche Schichtung sich bereits hergestellt hat. Vielleicht deutlicher wird die Sache durch das Schema Fig. 6 *A B* Taf. V, wo angenommen ist, dass in *A* die den Schichten

Digitized by Google

op, *p q*, eines Vegetationspunkts angehörenden Zellen I, II, welche von den Anticlinen 1, 2 eingefasst sind, einen neuen Vegetationspunkt erzeugen sollen, dessen Scheitel bei *S* liegt, dessen Wachsthumsaxe *b S* wäre. Damit hier die in *A* angedeutete Kappenbildung in die gewöhnliche Schichtung mit zur Axe *b S* scheitelwärts concav gekrümmten Anticlinen übergehe, muss die Zelle I in Richtung der neuen Axe *b S* sich verlängern, die Zelle II dagegen da, wo sie von der Axe *b S* geschnitten wird, sehr wenig wachsen, von dort aus aber gegen die Anticlinen 1 1, 2 2 hin sich rasch verdicken. Die so aus Zelle II entstandene Schicht des Vegetationspunktes *S* spaltet sich nun in 2, 3 und mehr Schichten (die punktirten Linien), welche gegen die Periclinen 1 1, 2 2 hin dicker, gegen *S* hin dünner sind; demzufolge müssen die neu auftretenden Anticlinen ihre Concavitäten dem Scheitel *S* zuwenden.

Es leuchtet auch hier wieder sehr deutlich ein, dass es keinen Sinn hat, mit Hofmeister zu sagen, die Theilungen im neuen Vegetationspunkt ständen senkrecht auf der neuen Wachsthumsrichtung, das Wachsthum findet ja, von der Axe *b S* (Fig. 6) oder der Axe *c c* (Fig. 5) ausgehend nach allen Richtungen hin statt; auf welcher von diesen Richtungen stehen denn nun die Theilungen senkrecht? Oder soll etwa die neue Wachsthumsaxe die Wachsthumsrichtung sein? Dann stehen eben die allermeisten Wände *auf ihr* nicht senkrecht. Ich meine demnach, dass der »Grundgedanke«, von dem ich ausgehe, ein ganz wesentlich anderer sei, als der Hofmeister's, nicht aber, wie Hegelmaier[1]) sagt, mit diesem »übereinkommt«. Hegelmaier scheint sich hier durch die »rechten Winkel« haben irre führen zu lassen, es kommt aber darauf an, was denn rechtwinkelig aufeinander steht, eine nicht existirende s. g. Wachsthumsrichtung auf den Theilungswänden, wie Hofmeister glaubte, oder aber die Wände unter sich, die mit der fingirten Wachsthumsrichtung gar nichts zu thun haben, wie ich behaupte.

Versucht man es, wie ich gethan habe, die Entstehung neuer Vegetationspunkte mit »gewöhnlicher Schichtung« und mit concav zur Axe gekehrten Anticlinen, durch Constructionen unter Zugrundelegung des oft genannten Princips sich klar zu machen, so kommt man immer wieder zu der Nöthigung, einen innern Gewebekern, wie III in Fig. 5 oder I in Fig. 6, von einem äusseren Mantel (wie II in Fig. 5 und II in Fig. 6) zu unterscheiden, wobei es ganz gleichgiltig ist, ob etwa, wie hier angenommen, eine äussere Schicht (Epidermis) einfach mit Flächenwachsthum mitwächst, oder sich an der Mantelbildung betheiligt. Es wird so nothwendig der Grund gelegt zu einem axilen Strange, der von einer Rindenschicht umgeben ist; wie sich jeder diese Theile ausbildet, hängt ganz von den Umständen ab. Es leuchtet aber aus solchen rein theoretischen Constructionen ein, warum die ent-

1) Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen dicotyler Keime. Stuttgart 1878. p. 193. Anmerkung.

Digitized by Google

sprechenden Zellhautnetze der Autoren gerade die von ihnen gesehene Form und keine andere haben. Unter den trefflich gezeichneten Zellhautnetzen phanerogamer Vegetationspunkte und ihrer Auszweigungen bei WARMING (Recherches sur la ramification des phanérogames 1872) vergleiche man mit dem vorhin Gesagten z. B. Taf. I Fig. 4, 5, 9 — Taf. III Fig. 3, 4, 12 — Taf. IV Fig. 6, 10 — Taf. VI Fig. 1—4, Fig. 20 — Taf. IX Fig. 2, 13, 15 und andere. Man findet hier überall die erste Anlage neuer Vegetationspunkte durch Verdickung gewisser Schichten des alten eingeleitet und dem entsprechend eine Andeutung von Kappenbildung, die aber bald in gewöhnliche Schichtung übergeht, wobei ein Gewebekern und ein Mantel um diesen in der oben dargestellten Weise zum Vorschein kommt, weil dies überhaupt nicht anders sein kann.

Ganz anders, wenn die Zellenschichten in derselben Art zu wachsen fortfahren, wie sie angefangen haben, wenn also die Kappenbildung mit dem Wachsthum fortschreitet. In diesem Falle kann unter Umständen allerdings ebenfalls ein axiler Strang von einem Gewebemantel umgeben erscheinen, wie in dem Schema Fig. 4 *B* Taf. V, es hängt aber von Nebenumständen ab, ob es geschieht. Bei dem citirten Schema z. B. ist zu diesem Zweck angenommen, dass die beiden Schichten *aa*—*bb* in *A* zwischen den Anticlinen 1 1—2 2 am stärksten, von da nach rechts und links abnehmend in die Dicke gewachsen seien, so dass die Wachsthumsaxe in die Zellen zwischen 1 1—2 2 fällt; in diesem Falle können die mit Sternchen bezeichneten Zellen eine axile Reihe bilden, die sich aber nach dem Scheitel hin verbreitert. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Spaltungen der beiden Schichten *a b* in diesem Falle von der Axe aus beginnend nach rechts und links fortschreiten und dass die eingeschalteten neuen Periclinen rückwärts vom Scheitel nur soweit vordringen, als es die specifische Zellengrösse und die annähernd isodiametrische Form des Urmeristems verlangt.

Es scheint, dass diejenige Form des Wachsthums, welche nothwendig mit Kappenbildung verbunden ist, bei den Phanerogamen vorwiegend auf locale Gewebewucherungen beschränkt bleibt, wie es die Wurzelhauben ja in eminentem Sinne wirklich sind. In diese Kategorie kann man aber auch wenigstens in vielen Fällen die Bildung des Knospenkerns der Samenknospen rechnen; bei ihnen ist eine der Kappenbildung entsprechende Zellenanordnung offenbar sehr häufig, vielleicht allgemein und vor der Ausbildung des Embryosackes oft deutlich zu sehen; schon unter den älteren Abbildungen HOFMEISTER's finden sich solche, die dieses Verhalten des Knospenkerns erkennen lassen, auch ich habe es in verschiedenen Fällen gesehen und WARMING's neuere Bilder zeigen es ebenfalls sehr deutlich. [1]) Der Embryosack entsteht aus den Zellen des axilen Stranges.

---

1) z. B. WARMING, Ramific. des phanérogames Taf. X. Fig. 20, 26 und: »de l'ovule« (Ann. des sc. nat. 6te série. Thl. V) Taf. 7 Fig. 9, 18, 20. — Taf. 8 Fig. 21. — Taf. 9 Fig. 6. — Taf. 10 Fig. 23, 26.

Digitized by Google

Auch die Pollensäcke der Antheren sind locale Wucherungen mit Kappenbildung; ihrer Gesammtform entsprechend aber zeigen sie das entsprechende Zellhautnetz nur auf dem Querschnitt und die Kappenbildung beschränkt sich nur auf 3—4 Schichten, wie in unserem Schema Fig. 3 Taf. V, welches in ganz idealer Form die zwei Loculamente einer Antherenhälfte darstellt, während der dem Connectiv entsprechende Gewebetheil weggelassen ist. Es ist angenommen, dass sich nur die beiden äusseren Schichten *a b* in *A* des Antherengewebes an der Bildung der Loculamente betheiligen und zwar so, dass *b* als äusserste Schicht nur in die Fläche wächst, um dem Dickenwachsthum von *a* zu folgen, welches an zwei Stellen ein maximales ist, entsprechend den zu bildenden zwei Loculamenten. Nach den Abbildungen Warming's scheint kaum zweifelhaft, dass die innerste aus der Schicht *a* entstehende Kappe, welche ihre Anticlinen in die äusseren hinein fortsetzt, die Urmutterzellen des Pollens erzeugt; in unserem Schema die mit Sternchen bezeichneten Räume. Ich verweise hier auf folgende Figuren in Warming's »Pollenbildende Phyllome und Kaulome« (Hanstein's bot. Abhandlung Bd. II) Taf. 1 Fig. 6, 13, 16 — Taf 2 Fig. 8, 14, 16 — Taf. 3 Fig. 5, 9, 15.

Die in § 2 im Allgemeinen betonte Bedeutung des Vegetationspunktes für das Wachsthum möchte ich hier noch an einem Schema beispielsweise näher beleuchten. Unsere Fig. 7, 8, 9 Taf. V sollen das, was ich hier zu sagen wünsche, verdeutlichen. Bei der Construction derselben wollte ich einerseits Alles weglassen, was nicht unmittelbar zu meinem Thema gehört; andererseits aber wollte ich die Figuren auch nicht ganz willkürlich componiren, und so wurden den Figuren 7 und 8 die von Kny für Osmunda[1] regalis gegebenen Bilder, unserer Fig. 9 aber die von Bauke[2] geschilderten Verhältnisse des Prothalliums von Aneimia Phyllitidis und Mohria zu Grunde gelegt; die Abweichungen, die ich mir gegenüber den genannten Originalen erlaubt habe, treffen Nebendinge, die für meine theoretischen Folgerungen bedeutungslos sind und die Klarheit der Auffassung nur stören würden.[3]

Ich nehme nun an, unsere Fig. 7 Taf V stelle einen Jugendzustand eines Prothalliums dar, aus welchem sich entweder das der äusseren Form nach symmetrische Prothallium Fig. 8 oder das unsymmetrische Fig. 9 entwickeln kann. In Fig. 7 sind die Längswand *o o* und die anticlinen Wände 1 1′, 2 2′, 3 3′, 4 4′ entstanden; in den von ihnen begrenzten Segmenten

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Taf. 1.

2) ibid. Bd. XI. Taf. 38—41.

3) Die beiden Figuren 8 und 9 sind betreffs ihrer durch ausgezogene Linien angedeuteten Zellwände auf das Schema Fig. 7 reducirt, um den Gedankengang schärfer zu präcisiren; Fig. 9 weicht in dieser Beziehung daher erheblich von dem Original ab.

Digitized by Google

haben sich bereits Periclinen und secundäre Anticlinen gebildet; dagegen sind in den von den Anticlinen 4—0 und 4′—0 umklammerten Zellen zunächst die abwechselnd entgegengesetzten Anticlinen 5, 6, 7 und 5′, 6′ entstanden; auf diese Art sind, dem herkömmlichen Sprachgebrauch entsprechend, zwei Scheitelzellen *v* und *v′* vorhanden. Wollten wir uns denken, die zwischen 5 0 5′ liegenden Zellen wüchsen jetzt stärker als die Scheitelzellen *v v′* und ihre Segmente, diese aber führen fort langsam zu wachsen und Segmente zu bilden, so würde offenbar eine Dichotomie entstehen, zwei gleichwachsende Sprosse aus dem Prothallium. Wir nehmen jedoch mit Anlehnung an die wirklichen Vorkommnisse bei Osmunda an, dass sich aus Fig. 7 die Fig. 8 entwickelt habe und zwar so, dass die rechtwinkeligen Schneidungen der bereits in Fig. 7 vorhandenen Wände beibehalten wurden, so dass uns die von ihnen (den ausgezogenen starken und schwachen Linien) begrenzten Räume als Marken dienen, nach denen wir das relative Wachsthum jedes Gewebetheils beurtheilen können. Da dieses ein sehr verschiednes ist, so sind auch in diesen Räumen die neu entstandenen Wandzüge (punktirte Linien) verschieden häufig und verschieden gerichtet; die Zahlen in Fig. 8 geben dieselben primären Anticlinen an, wie in Fig. 7.

Suchen wir uns nun darüber klar zu werden, was hier in Folge des Wachsthums geschehen ist. Man bemerkt, dass die Längswand nach rechts bei Seite gedrängt ist, weil das Wachsthum links von ihr ein viel beträchtlicheres war als rechts. In Fig. 7 sind die Räume, welche von den Anticlinen 4—0 eingeschlossen sind, dem zwischen 4′—0 liegenden gleich; in Fig. 8 ist der erstere viel grösser als der letztere. Fassen wir die beiden dunkelschraffirten Segmente besonders ins Auge, so tritt der Unterschied besonders lebhaft hervor; das Segment 4—6 ist jetzt (in Fig. 8) wenigstens viermal so gross als das Segment 4′—6′; noch auffallender ist die Grössendifferenz zwischen den beiden nach unten benachbarten Segmenten 3—4 links und 3′—4′ rechts. Das Wachsthum des Prothalliums hat aus der symmetrischen Form Fig. 7 die ebenfalls symmetrische Form Fig. 8 erzeugt, aber die einzelnen Zellen und Gewebetheile haben sich an diesem Wachsthum also sehr verschieden und unsymmetrisch betheiligt. Es würde zu den sonderbarsten Consequenzen führen, wollte man annehmen, das Wachsthum des Ganzen werde so ausgeführt, dass jede einzelne Zelle ganz unbekümmert um die anderen wüchse und doch genau die Grösse und Form erreichte, wie sie dem neuen Zustand Fig. 8 entspricht. Viel erklärlicher wird das Verhalten z. B. der beiden schraffirten Segmente, wenn man sie als untergeordnete Theile des Ganzen betrachtet, in welchem Kräfte thätig sind, die sich an die vorhandenen Zellengrenzen nicht weiter kehren.[1] —

---

1) Ich denke, diese einfache Betrachtung, so wie überhaupt die auf der rechtwinkeligen Schneidung der Wände beruhende Anordnung der Zellen im Meristem genügt vollkommen, um den von HOFMEISTER zuerst aufgestellten Satz (Lehre von der Pflanzen-

Digitized by Google

In diesem Falle der Unterordnung befinden sich nun auch die beiden Scheitelzellen *v v'* von Fig. 7 bei dem Uebergang in Fig. 8. Man sieht, dass *v'* viel stärker gewachsen ist als *v*; dabei hat es aber unserer Annahme gemäss seinen Charakter als Scheitelzelle, den Charakter embryonalen Gewebes verloren; es ist in Dauergewebe umgewandelt, weil es stark gewachsen ist. Dagegen ist *v* (links), eben weil es an dem Orte des schwächsten Wachsthums liegt, wie die Einbuchtung ohne Weiteres zeigt, in seinem embryonalen Zustand geblieben, es hat durch Einschaltung einer Anticline ein Segment gebildet, seine Volumenzunahme ist aber viel geringer als die der älteren Segmente. Aber eben dieses geringe Wachsthum, der Umstand, dass *v* am Orte des geringsten Wachsthums liegt, erhält ihm einstweilen den embryonalen Charakter des Vegetationspunktes. Schreitet das Wachsthum aber weiter fort, so kann dieser auch ihm verloren gehen; das »Scheitelwachsthum« hört dann ganz auf. Die Rolle der Scheitelzelle ist, wie man sieht, bei diesen Vorgängen eine äusserst bescheidene; sie kommt bei der Umwandlung von Fig. 7 in Fig. 8 kaum in Betracht; ja dieselbe Form Fig. 8 wäre erreicht worden, wenn *v* gar nicht gewachsen wäre. Warum schreibt man nun dieser Scheitelzelle *v* eine so grosse Bedeutung zu, wenn es sich um die Untersuchung des Wachsthums derartiger Gebilde handelt? Ich möchte fast glauben, es ist in diesem Falle nur die auffallende Form derselben und die Lagerung ihrer Segmente. Aber thatsächlich reducirt sich die Sache darauf, dass bei *v* sowie bei *v'* entgegengesetzt geneigte Anticlinen entstanden sind. Der weitere Verlauf zeigt, dass dies für das Wachsthum sehr gleichgiltig ist, denn *v'* verschwindet in dem Dauergewebe, weil es an einer stark wachsenden Stelle liegt, und *v* bleibt Scheitelzelle, weil es an der schwächst wachsenden liegt. Behält nun aber *v* nebst seinen jüngsten Segmenten zudem noch längere Zeit den embryonalen Charakter, so ist ihm damit allerdings eine besondere Bedeutung gesichert. Diese letztere hängt nun aber nicht an der Thatsache, dass die Scheitelzelle gerade diese Form Fig. 7 besass, denn, wie Fig. 9 zeigt, braucht nur das Gesammtwachsthum ein anderes zu sein, so geht auch *v* wie vorher *v'* in Dauergewebe über und ein Vegetationspunkt bildet sich unabhängig davon an anderer Stelle, wenn diese letztere den Ort des schwächsten Wachsthum bezeichnet. Den Originalen entsprechend zeigt unsere Fig. 9, wie sich *v* und *v'* in Folge des Wachsthums in Dauergewebe umgewandelt haben; dagegen ist bei *F* eine Stelle minimalen oder ganz sistirten Wachsthums; hier behalten die Zellen den embryonalen Charakter und bilden einen neuen

---

zelle p. 133) »Die Wachsthumsvorgänge eines Vegetationspunktes in seiner Gesammtheit sind das Ursächliche und Bestimmende, das Wachsthum und somit die Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Abgeleitete und Bedingte« zu beweisen. Die gänzlich nichtssagende, z. Th. auf falsche Beobachtung gegründete, überhaupt nicht anschauliche Beweisführung Hofmeister's ist wohl die Ursache, dass seit den 11 Jahren, wo er ihn aufstellte, Niemand davon Gebrauch gemacht hat.

Digitized by Google

Vegetationspunkt. Dass nun auch hier eine von zwei einander ihre Concavitäten zukehrenden Anticlinen umgrenzte Scheitelzelle nachträglich zu Stande kommen kann (3—*F*), wird wohl auf denselben Ursachen beruhen, wie die entsprechende Bildung *v*—*v'* bei Fig. 7.

Mit der bisher geltenden Art und Weise, das Wachsthum aus den Vegetationspunkten und der Segmentirung der Scheitelzellen ableiten zu wollen, kommt man über die einfache Beschreibung des Gesehenen nicht hinaus; legt man dagegen das Gesammtwachsthum eines Organs als eine (wenn auch unerklärte) Thatsache zu Grunde, so lässt sich die Reihe der weiteren Vorgänge auf eine Causalkette zurückführen, in der Weise, dass die Theilungen (bei cellulären Pflanzen), als durch das Wachsthum veranlasst, dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung gehorchend auftreten: dass ebenso die Bildung, Wachsthum, Untergang und Neubildung von Vegetationspunkten als Folgen der Vertheilung des Wachsthums sich darstellen. Ich glaube, die weitere Forschung wird diesen Weg einzuschlagen haben, nachdem die bisherige Behandlung der Sache zwar ein sehr werthvolles Material angehäuft, aber keinerlei Licht in den causalen Zusammenhang der Dinge geworfen hat.

Würzburg, 2. Decbr. 1878.

Digitized by Google

IX.

Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens.

Von

Julius Sachs.

Wachsende Pflanzentheile können bekanntlich durch verschiedene, das Wachsthum unsymmetrisch störende Ursachen Krümmungen erfahren, unter denen die geotropischen und heliotropischen die wichtigsten und bekanntesten sind; aber auch ungleichmässige Vertheilung der Feuchtigkeit in der umgebenden Luft [1], ebenso dauernde einseitige Berührung können Krümmungen veranlassen und ausserdem können auch rein innere Wachsthumsursachen ähnlich wirken.

Da nun ein und derselbe Pflanzentheil gleichzeitig zweien oder mehreren dieser sein Wachsthum beeinflussenden Ursachen unterliegen kann, so ist es unumgänglich nöthig, wenn es sich um ein genaueres Studium der einen handelt, alle übrigen auszuschliessen; betreffs der ungleichen Vertheilung der Feuchtigkeit und der einseitigen Berührung lassen sich leicht entsprechende Einrichtungen treffen; schwieriger ist es aber, Pflanzen so wachsen zu lassen, dass sie entweder nur dem Heliotropismus oder nur dem Geotropismus unterliegen; für beides habe ich bereits früher Einrichtungen angegeben; hier aber möchte ich zeigen, dass es möglich ist, Pflanzen so wachsen zu lassen, dass sie, obgleich einseitig beleuchtet, doch gleichzeitig dem Heliotropismus und dem Geotropismus entzogen sind.

Dass wir in derartigen Einrichtungen wichtige Forschungsmittel besitzen, ist längst anerkannt, und ihre Bedeutung wird noch erhöht, wenn man bedenkt, dass das Licht und die Schwere in manchen Fällen nicht nur Krümmungen wachsender Theile bewirken, sondern auch auf die Gestalt der Organe (Frucht von Buxbaumia aphylla u. a.) und auf den Ort ihrer Entstehung (Wurzelhaare der Brutknospen von Marchantia) bestimmend einwirken können. Bevor ich daher zur Beschreibung einiger von mir im letzten Sommer angestellten Versuche über gleichzeitige Ausschliessung des Heliotropismus und Geotropismus übergebe, möchte ich das, was meine Vorgänger geleistet haben, zur Sprache bringen.

---

1) Vergleiche diese »Arbeiten« Bd. I. p. 209 ff.

Digitized by Google

Bei allen hier in Betracht kommenden Einrichtungen handelt es sich darum, die wachsende Pflanze einer langsamen Rotation zu unterwerfen, so dass sie der wirkenden Kraft nach und nach alle ihre Seiten unter gleichem Einfallswinkel darbietet. Da jede das Wachsthum beeinflussende Kraft (hier zunächst das Licht und die Schwere) einer gewissen Zeit bedarf, um einen Effect hervorzubringen, so wird bei Anwendung dieses Princips die einseitige Wirkung dadurch ausgeschlossen, dass dem Pflanzentheil nicht die nöthige Zeit gegönnt wird, auf der einen Seite merklich afficirt zu werden, weil er in der dazu nöthigen Zeit bereits die entgegengesetzte Seite der äusseren Kraft darbietet, wodurch der vorher erzeugte Effect aufgehoben wird, oder mit anderen Worten, der langsam rotirende und im Wachsthum begriffene Pflanzentheil, welcher einer einseitig wirkenden Kraft ausgesetzt ist, verhält sich so, als ob die Kraft von allen Seiten her gleichmässig einwirkte. Dies wird jedoch, wie ich schon 1872 hervorhob, nur dann zur Vermeidung von Krümmungen führen, wenn nicht etwa innere krümmende Ursachen mitwirken, und allgemeiner gesagt nur dann, wenn der betreffende Pflanzentheil allseitig gleiche Reactionsfähigkeit besitzt. [1])

1. Historisches über Vermeidung geotropischer Krümmungen. In gewissem Sinne entsprechen schon Knight's berühmte Versuche (1806) der oben gestellten Forderung, insofern es sich dabei um Rotation in verticaler Ebene handelte: denn nur in diesem Falle wird die geotropische Krümmung ganz ausgeschlossen, weil die wachsenden Theile in kurzen Zeitintervallen ihre entgegengesetzten Seiten der Erde zukehren, während bei Rotation in horizontaler Ebene ein und dieselbe Seite des Organs der Erde zugekehrt bleibt; so dass die Richtung des Organs eine aus der Schwere und der Centrifugalkraft resultirende ist. Knight selbst und Spätere haben diesen Sachverhalt wohl erkannt, ich finde aber nicht, dass Jemand daraus den Schluss gezogen habe, es müsse bei langsamer Rotation in verticaler Ebene derselbe Effect erzielt werden, wie bei rascher Bewegung; derselbe Effect freilich nur insofern, als in beiden Fällen die geotropische Wirkung ganz aufgehoben wird; bei Knight's rascher Rotation in verticaler Ebene kam eben noch die Centrifugalkraft als richtungsbestimmende Ursache zum Vorschein; dadurch wurde zwar bewiesen, dass diese Kraft ebenso wirkt wie die Schwere; der Beweis dagegen, dass die Schwere es ist, welche den verticalen Wuchs bewirkt, wäre reiner und klarer geführt worden, wenn man die Centrifugalkraft ausgeschlossen und langsame Rotation in verticaler Ebene angewendet hätte.

Der langsamen [2]) Rotation um horizontale Axe geschieht in der Literatur zuerst in Verbindung mit dem Namen Hunter Erwähnung. Dutrochet

1) Vergl. über diesen Punkt die folgende Abhandlung X.

2) Ich vermuthe jedoch nur aus den Umständen, die im Text erwähnt werden, dass es sich dabei um langsame Rotation ohne Centrifugalwirkung handelt.

Digitized by Google

Mém. II. p. 38) sagt: »Hunter mit une fève au centre d'un baril plein de terre et qui était animé d'un mouvement continuel de rotation sur son axe horizontal: la radicule se dirigea dans le sens de l'axe de rotation du baril.« Da weder Dutrochet noch Hofmeister (1860), der des Hunter'schen Versuchs ebenfalls erwähnt, die Quelle angeben und es mir nicht gelungen ist, diese aufzufinden, so weiss ich nicht, ob Dutrochet den Sinn des Versuches und sein Ergebniss richtig citirt; so viel aber ist gewiss, dass aus Dutrochet's Citat einfach nichts zu folgern ist, so lange man die von mir 1872 constatirte Thatsache nicht kennt, dass eine Hauptwurzel bei langsamer Rotation um horizontale Axe einfach in der Richtung fortwächst, die sie zufällig am Anfang des Versuchs hatte. Es war bei dem Hunter'schen Versuch ein Zufall, dass die Bohne so lag, dass sich die Wurzel in der Richtung der Axe entwickelte; hätte sie anders gelegen, so wäre sie gerade aus in beliebiger Richtung gewachsen, sofern die Rotation langsam war, und war diese schnell (mit Centrifugalkraft verbunden), so musste die Wurzel von der Axe weg gerichtet werden. Dutrochet (l. c. p. 43—46) hat es vergeblich versucht, den von ihm citirten Versuch nachzumachen; das eine Mal war die Rotationsaxe nicht horizontal, das andere Mal, als sie horizontal war, konnte er keine gleichmässige Rotation zu Stande bringen und so ergaben seine betreffenden Versuche nur, dass in beiden Fällen die geotropische Wirkung nicht aufgehoben war.

Dass Dutrochet übrigens weit davon entfernt war, die wahre Bedeutung der langsamen Rotation um horizontale Axe zu begreifen, was ja auch ohne Versuche theoretisch möglich ist, ist ganz deutlich aus folgender Aeusserung (l. c. p. 48) zu entnehmen: »On voit, par les experiences qui viennent d'être rapportées, que lorsque la rotation est lente, les embryons séminaux qui l'éprouvent, cessent de diriger leur radicule vers la circonférence et leur plumule vers le centre. (Bis hierher ist die Sache richtig; aber nun kommt die Unklarheit) Il me paraissait important, de trouver quel est le dégré de vitesse de rotation où cette direction spéciale cesse d'avoir lieu; die Antwort auf diese Frage wäre einfach die gewesen, dass bei Rotation um ganz horizontale Axe die Schwere keine Wirkung äussern kann, gleichgiltig ob die Rotation rasch oder langsam ist; in ersterem Falle aber wird die Richtung der Keimtheile durch die Centrifugalkraft bestimmt. Zu der theoretischen Unklarheit Dutrochet's, die sich auch darin ausspricht, dass er die Centrifugalwirkung nach der Länge des in der Zeiteinheit zurückgelegten Weges bemisst, trat nun noch der Uebelstand, dass er mit seinem Uhrwerk nicht zu Stande kam, den allein entscheidenden Versuch mit horizontaler Axe und gleichförmiger Drehung zu machen, der seinem Resumé auf p. 51 (l. c.) sofort eine ganz andere Wendung gegeben hätte.

Hofmeister, der diese gänzlich verunglückten Bestrebungen Dutrochet's als eine Erweiterung und Erklärung des »Hunter'schen Versuchs« bezeich-

Digitized by Google

net,[1]) legte bei seinen eignen Versuchen auch nur Werth auf die Thatsache, dass selbst bei sehr schiefer, fast horizontaler Drehungsaxe die Schwere noch geotropisch einwirkt, was ja bei Keimwurzeln selbstverständlich ist. Die geotropische Wirkung auszuschliessen durch langsame Rotation um horizontale Axe, was doch der entschiedenste Beweis für Knight's Theorie gewesen wäre, kam ihm nicht in den Sinn.

Bemerkenswerth ist eine hier zu erwähnende Stelle bei Wigand (bot. Unters. 1854 p. 147), die ich vollständig hierher setze:

»Bei diesen Versuchen, sagt er mit Bezug auf die rasche Rotation in verticaler Ebene, sind es aber zwei verschiedene Umstände, welche die gewöhnlichen Bedingungen des keimenden Samens abändern, nämlich ausser der Centrifugalkraft auch die stetige Aufhebung der Richtung, wodurch der Wurzel, ganz abgesehen von der Wirkung der Centrifugalkraft, keinen Augenblick Zeit gelassen wird, eine bestimmte Richtung nach unten anzunehmen. Es kam also darauf an, zunächst den Einfluss der Centrifugalkraft durch eine bedeutende Verminderung der Rotationsgeschwindigkeit möglichst zu schwächen. Dies bewerkstelligte ich an der erwähnten Maschine theils durch Verkleinerung des Rotationsradius, indem ich Samen dicht in der Nähe der Axe keimen liess, theils durch Verminderung der Umläufe bis auf 12, 8, 3 in einer Minute. Um noch weiter zu gehen, befestigte ich den Keimboden senkrecht auf den Zeiger einer Wanduhr und erhielt auf diese Weise an dem $4^1/_2''$ langen Minutenzeiger eine Bewegung des keimenden Samens von weniger als $^1/_2''$, an dem 3'' langen Stundenzeiger aber von weniger als $^1/_{38}''$ in einer Minute.

Von vorneherein lässt sich denken, dass bei einer verticalen Rotation von so geringer Geschwindigkeit, wo der Einfluss der Centrifugalkraft als verschwindend angenommen werden kann, eine in der Entwicklung begriffene Wurzel, welche in jedem Augenblick einen verticalen Zug nach unten erleidet, in einer der Rotationsrichtung entgegengesetzt gekrümmten Spirale wachsen wird, und dass die Krümmung derselben um so stärker sein wird, je rascher die Umdrehung. In der Wirklichkeit kommen zwar solche Krümmungen hin und wieder vor, indess sind doch in der Regel die Wurzeln mehr gestreckt, und zwar ergiebt sich aus den oben erwähnten, mit zahlreichen Samen angestellten und zum Theil oft wiederholten Versuchen, dass die Wurzeln unter diesen Bedingungen sich im Allgemeinen auf sehr ungleiche Art entwickeln; es kommen gleichzeitig auf einem und demselben Keimboden solche vor, welche centrifugal, in radialer Richtung nach aussen, sowie auch solche, welche centripetal, nach innen wachsen; das vorherrschende Verhältniss scheint aber das zu sein, dass die Wurzeln in der Ebene des Keimbodens selbst fortwachsen, und zwar innerhalb dieser Ebene ohne eine bestimmte Richtung in Beziehung auf die Richtung der Rotation und unabhängig von der zufälligen Lage des Wurzelendes der Samen.«

Die erste Hälfte des citirten Textes enthält, wie man sieht, einen richtigen Gedanken, die zweite Hälfte dagegen ist durchaus verfehlt. Die Annahme, dass eine langsam in verticaler Ebene continuirlich rotirende Wurzel eine Spirale bilden müsse, wäre nur dann richtig, wenn die Wirkung der Schwere auf die Wurzel eine momentan eintretende wäre, was sie ja nicht ist. Die von Wigand »hin und wieder« gesehene Spiralkrüm-

1) Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1860. p. 244 unten.

Digitized by Google

mung der Wurzel war aber sicherlich eine durch innere Störungen bewirkte Nutation, wie ich sie oft selbst gesehen habe. Dass die gesunde Keimwurzel bei langsamer, aber stetiger Rotation in verticaler Ebene einfach gerade aus wachsen müsse in der zufällig gegebenen Richtung, ist WIGAND entgangen; ich glaube nicht, dass es möglich ist, in der citirten Stelle die wahre Bedeutung der langsamen Rotation für ein geotropisches Organ zu finden.

In meinem Handbuch der Experimentalphysiologie von 1865 (p. 107) unterschied ich theoretisch zwei Fälle langsamer und nicht mit Centrifugalwirkung verbundener Rotation in verticaler Ebene; der erste Fall war der:

»Wo die Langsamkeit dieser Rotation (mit Unterbrechung der Bewegung) so gross ist, dass die krümmenden Kräfte von Wurzel und Stengel an jedem Punkt der Bahn Zeit gewinnen, eine wirkliche Krümmung zu bewirken, und dass, bevor eine merkliche Vorrückung der Lage eintritt, auch die krümmungsfähigen Stellen durch Wachsthum fortrücken.«

Was unter dieser bestimmten Bedingung eintreten müsse, suchte ich an einem Draht-Phantom klar zu machen; es ergab sich, dass Wurzel und Keimstengel spiralige Krümmungen machen müssen; jedoch nur unter den angegebenen Rotationsbedingungen, die ja bei WIGAND's Versuchen nicht obwalteten.

»Als zweiten Fall, sagte ich weiter, denken wir uns nun, die senkrecht rotirende Ebene mache ihre Bewegungen wie vorhin stossweise, so dass keine Centrifugalwirkung entsteht, aber so schnell, dass die entgegengesetzten Stellungen, unten, oben, rechts, links, erreicht werden, bevor eine Krümmung und bevor ein merkliches Wachsthum eintreten konnte; hier wird gar keine Krümmung eintreten können, da nach Voraussetzung der Draht, der uns die Pflanze vertritt, immer bereits in der entgegengesetzten Lage angekommen ist, bevor die der vorigen entsprechende Krümmung eintreten konnte. Als dritten Fall denken wir die Rotation nicht mehr stossweise, sondern continuirlich fortschreitend und die Geschwindigkeit eines peripherischen Punktes so gross, dass eine merkliche Centrifugalwirkung entsteht, und dass zugleich die krümmungsfähigen Theile die entgegengesetzten Stellungen (oben, unten, rechts, links) so rasch durchlaufen, dass die Schwerkraft keine merkliche Wirkung erzielen kann; der Erfolg wird nun der sein, als ob die Schwerkraft gar nicht vorhanden wäre, und die Centrifugalkraft macht sich allein auf die krümmungsfähigen Theile geltend.«

Es war in diesen Sätzen, wie ich glaube, zum ersten Mal der Gedanke, auf den es bei der langsamen Rotation in verticaler Ebene allein ankommt, bestimmt ausgesprochen und es bedurfte jetzt keines weiteren Nachdenkens mehr, das Princip auch auf die Beleuchtung der wachsenden Pflanze anzuwenden. Leider war ich damals nicht in der Lage, einen Apparat für derartige Untersuchungen herstellen zu können. Dazu fand sich erst nach Einrichtung des Würzburger Laboratorium Gelegenheit.

Unterdessen hatte HOFMEISTER seine Aufmerksamkeit ebenfalls den Einwirkungen der Schwere und des Lichts auf das Wachsthum zugewendet und dann seine meist auf unvollständigen Wahrnehmungen beruhenden

Digitized by Google

Ansichten darüber in der »Allgemeinen Morphologie der Gewächse« (1868) niedergelegt. Auf p. 582 heisst es daselbst:

»Zur genaueren Prüfung mancher der hier einschlagenden Thatsachen bedarf es aber entweder einer Vorrichtung, vermöge deren die Pflanze bei einseitiger Beleuchtung der Einwirkung der Schwerkraft völlig entzogen, oder einer solchen, vermöge deren sie allseitig gleichmässig beleuchtet wird, während die Schwerkraft, etwa zum Theil durch eine andere Kraft ersetzt (?), auf sie fort und fort einwirkt. Ein Apparat, welcher bei horizontaler Stellung der Rotationsachse die, nur in Richtung der Achse, von der Seite her beleuchteten Versuchspflanzen in angemessener Geschwindigkeit im Kreise herum führt, würde der ersten dieser Anforderungen genügen. Die Herstellung einer Maschine, welche eine Last von einigen Pfunden in solcher Weise lange dauernd Tag und Nacht bewegt, hat aber grosse practische Schwierigkeiten. Mit einem durch Gewichte getriebenen Laufwerke kommt man nicht zum Ziel; die Reibung ist zu gross, die Last wird nicht bewältigt. Wo nicht eine Wasserkraft zur Verfügung steht, ist der Versuch sehr schwer ausführbar. Dagegen lässt sich das Experiment leichter so einrichten, dass die Versuchspflanzen, ausschliesslich von der Seite her, in horizontaler Richtung beleuchtet, um eine verticale Rotationsaxe kreisen. Dann erhalten die Versuchspflanzen gleichmässig Licht. Um der Beleuchtung die genügende Intensität zu geben, kann das Himmelslicht durch Spiegel aufgefangen und horizontal auf die Pflanzen geworfen werden. In solcher Weise habe ich eine Reihe von Experimenten ausgeführt, deren Ergebnisse im Folgenden ihres Orts mitgetheilt werden sollen. Die Zahl der Experimente liess sich bisher nicht weiter steigern, da jedes einzelne längere Zeit, mindestens 3 Wochen erfordert.

Bei dem zuletzt genannten Apparat waren Hofmeister's weiterhin von ihm beschriebene Versuchspflanzen zwar der heliotropischen Wirkung entzogen, dafür musste sich bei ihm aber die der Schwere und der Centrifugalkraft[1]), jene vertical, diese horizontal wirkend, combinirt geltend machen. Uebrigens hat sich Hofmeister über das derartigen Versuchen zu Grunde liegende Princip nicht ausgesprochen, speciell die Bedeutung der langsamen Rotation ohne Centrifugalwirkung ganz übersehen, wie aus der Bemerkung hervorgeht, dass der von ihm zuerst genannte Apparat schwierig zu construiren sei, was nur bei rascher Rotation der Fall sein würde.

Dass es dagegen leicht möglich ist, einen Apparat herzustellen, der bei langsamer Rotation um horizontale Axe die geotropische Wirkung gänzlich ausschliesst und, wenn im Finstern aufgestellt, auch die heliotropische beseitigt, davon überzeugte ich mich, als ich im Herbst 1871 in der Lage war, Apparate verschiedener Construction zu diesem Zweck herstellen zu lassen; über die während des Winters 1871—72 damit erzielten Resultate berichtete ich in der physicalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg am 16. März 1872 wie folgt:

»Werden Keimpflanzen in einem mit feuchter Luft gefüllten Recipienten befestigt, der sich um eine horizontale Axe continuirlich und gleichförmig, aber so langsam dreht, dass keine Centrifugalwirkung zu Stande kommt (eine Umdrehung in 10—20 Minuten), so kann die Gravitation keine Krümmung weder an der

1) Vergl. l. c. p. 590. Erklärung der Figur.

Digitized by Google

Wurzel noch am Stengel bewirken, weil nach und nach jede Seite des Organs gleiche Zeiten hindurch unten und oben liegt. Ist nun das Organ allseitig gleichwachsend, wie die Hauptwurzel und der Hauptstengel, so muss es in jeder Richtung geradeaus fortwachsen, die es zufällig oder absichtlich bei der Befestigung der Keimpflanze im Recipienten einnahm. Zahlreiche Versuche bestätigen diese Folgerung ausnahmslos. Aber auch bilaterale Organe wie die Nebenwurzeln, Blätter, können bei der langsamen Rotation um horizontale Axe keine von der Schwerkraft (oder dem Licht) bewirkte Krümmung erfahren; zeigen sie dennoch bestimmte Richtungsverhältnisse zu anderen Theilen oder gar Krümmungen, so müssen diese durch innere Ursachen des Wachsthums (unabhängig von Schwere und Licht) bewirkt sein. Man hat demnach an der langsamen Rotation ein bequemes Mittel, zu entscheiden, ob gewisse Richtungsverhältnisse und Krümmungen der Organe von äusseren oder von inneren Ursachen des Wachsthums bewirkt werden. Beispielsweise sei einstweilen angeführt, dass bei langsam rotirenden Keimpflanzen von Pisum der Stengel nicht in einer Flucht mit der Hauptwurzel liegt, sondern mit dieser nach rückwärts einen rechten oder spitzen Winkel bildet, weil das Wachsthum an der Vorderseite des Wurzelhalses aus inneren Ursachen stärker ist.«

Ausführlicher und nochmals das Princip betonend, sprach ich mich über derartige Versuche 1874 in der Abhandlung über die Nebenwurzeln aus (»Arbeiten« Bd. I p. 597 ff.), wo ich auch eine hinreichende Beschreibung des Apparats gab, mit dessen Hilfe ich den »Eigenwinkel« der Nebenwurzeln (l. c. p. 599 ff.) aufgefunden hatte.

Denselben Apparat des hiesigen Laboratoriums benutzte Dr. Hermann Müller (Thurgau) zu seinen Untersuchungen über den Heliotropismus (Flora 1876 p. 67), um den Einfluss des Geotropismus zu beseitigen. Die horizontale Drehungsaxe war dabei nach der Lichtquelle hingerichtet, so dass die in verticaler Ebene rotirenden Pflanzen dem Licht immer dieselbe Seite zukehrten.

2. Die Beseitigung heliotropischer Krümmungen bei einseitiger Beleuchtung durch langsame Drehung um verticale Axe ist in meinem Laboratorium seit mehreren Jahren in Gebrauch; ich habe bereits 1874 im I. Bd. dieser Arbeiten, p. 597, diese Methode kurz erwähnt, und später ein auf einem tragbaren Gestell stehendes Pendel-Uhrwerk dazu benützt, Pflanzen, deren Wachsthumsgeschwindigkeiten gemessen werden sollten, auf einem horizontalen Teller rotiren zu lassen, um die Störungen durch heliotropische Krümmung zu vermeiden. Vines hat diesen von ihm benutzten Apparat (»Arbeiten des bot. Inst.« II. p. 135) abgebildet und beschrieben.

3. Bisher war die langsame Drehung um horizontale Axe zur Ausschliessung der geotropischen, und die um verticale Axe zur Ausschliessung der heliotropischen Krümmung benutzt worden. Es ergab sich nun das Bedürfniss, wachsende Pflanzentheile gleichzeitig beiden Wirkungen zu entziehen, ohne doch sie vom Licht abzuschliessen, da durch den Lichtmangel die Ernährung gestört wird und es ja nur darauf ankommt, die durch das Licht bewirkten Krümmungen zu beseitigen. Es schien Anfangs,

Digitized by Google

als ob es sich hier um ein schwieriges Problem handle, das nur mit Hilfe kräftiger Maschinen, etwa einer Dampfmaschine zu lösen wäre. Weitere Ueberlegung ergab jedoch einen sehr einfachen Ausweg. Der genannte Zweck liess sich mit meinem alten Drehwerk ohne jede weitere Complication desselben erreichen; es kam nur darauf an, dasselbe am Fenster so zu stellen, dass die horizontale Rotationsaxe parallel mit den Fensterscheiben lag, die verticale Rotationsebene also rechtwinkelig zur Fensterfläche war.

Es leuchtet ein, dass in diesem Falle die an der Axe befestigten Pflanzen aus den mehrfach erwähnten Gründen keine geotropische Krümmung erfahren, aber auch, dass sie keine heliotropische machen können (sofern sie allseitig gleich heliotropisch sind), da bei dieser Stellung der Rotationsebene jeder wachsende Pflanzentheil im Laufe einiger Minuten nach und nach von dem einfallenden Licht unter gleichen Winkeln von allen Seiten her getroffen wird; die Pflanzen verhalten sich also zum Lichtstrahl geradeso wie zur Schwere.

Der Apparat, wie ich ihn zu einer Reihe von Versuchen im Sommer 1878 benutzte, ist in der Hauptsache noch der alte, aber mit einigen Verbesserungen versehen. Ein starkes Uhrwerk mit Gewicht und Pendel ist auf der einen kürzeren Seite eines 4 eckigen Holzrahmens von 95 cm Länge und 71 cm Breite befestigt, der auf vier 120 cm hohen Beinen steht. Etwa 5 cm. über dem Rahmen geht die Rotationsaxe vom Uhrwerk über die Oeffnung des Rahmens hinüber zur entgegengesetzten Seite desselben. Die Axe besteht aus einem 20 mm dicken, 83 cm langen leichten Messingrohr; mittels eines vierkantigen Loches lässt sie sich auf eine vierkantige Verlängerung der Axe des grössten Rades des Uhrwerkes aufschieben; ihr anderes Ende hat eine conische Höhlung, in welche das conische Ende einer horizontalen Schraube eingreift, welches als Zapfenlager dient; zieht man die Schraube zurück, so lässt sich die Messingaxe leicht aus dem ganzen Apparat herausnehmen. Um sie mittels einer Wasserwage genau horizontal zu stellen (was auch mit dem Holzgestell geschehen muss), ist das die Schraubenmutter enthaltende Stahlstück selbst an einem auf dem Rahmen befestigten Fuss vertical verschiebbar. In der Mitte hat die Axe eine Anzahl kleiner Löcher, in welche Stifte, an denen die Pflanzen befestigt sind, eingesteckt werden. Ausserdem lässt sich eine Messinghülse bis in die Mitte des (ein wenig conischen) Axenrohrs aufschieben und dort befestigen; diese Hülse hat den Zweck, ähnlich wie ein Korkbohrer durch ein nasses Torfstück geschoben zu werden, in welchem sie fest stecken bleibt, worauf man den ausgebohrten Torfzapfen ausstösst und die Hülse auf die Axe schiebt. Das Torfstück (etwa ein Würfel von 6—7 cm Seite) kann als Keimboden für Samen benutzt werden; zur Cultur von Mucorineen ersetze ich den Torf durch ein Stück Brod. Das Uhrwerk giebt der Axe keine continuirliche, sondern eine in leisen Stössen erfolgende Bewegung, die dem

Digitized by Google

Eingreifen der Zahnräder entsprechen; eine volle Umdrehung erfordert ca. 20 Minuten und das Gewicht sinkt dabei so langsam, dass das Uhrwerk nur alle 24 Stunden aufgezogen zu werden braucht.

Mitten zwischen den 4 Beinen des Holzrahmens ist ein starker Ständer aufgestellt, auf dessen oberer Platte (vertical verschiebbar) eine viereckige Zinkschale von 50 cm Seite steht; in diese wird 1—2 cm hoch Wasser gegossen und nachdem der ganze Apparat hergerichtet ist, an der Axe die Pflanzen befestigt sind, wird nunmehr eine Art Glashaus oder Käfig so auf die Zinkschale gestellt, dass die Rotationsaxe durch ihn quer hindurchgeht. Dieser Käfig hat den Zweck, den mittleren Theil der Axe, der die Pflanzen trägt, mit feuchter Luft zu umgeben; er besteht aus einem Zinkgestell, welches an den zwei Seiten, wo die Axe durchgeht, hohe Ausschnitte besitzt, die nach dem Ueberstülpen über die Axe genügend verschlossen werden können; die dem Fenster zugekehrte Vorder- sowie die Hinterwand und das Dach sind aus vier beweglichen Glasscheiben gebildet. Der Käfig ist ein Würfel von 45 cm Seite, das Dach aber aus zwei schiefen Glasscheiben gebildet. Da der Apparat in dieser oder in einer anderen Form wohl vielfach Verwendung finden dürfte, ist es erwünscht, ihn kurz bezeichnen zu können; ich schlage den Namen Klinostat dafür vor, ein Wort, welches andeuten soll, dass das Krümmen (κλίνειν) der Pflanzen dadurch sistirt wird.

Um den Apparat sofort einer scharfen Probe zu unterwerfen, wurden zwei Brodwürfel auf die Axe aufgeschoben, deren einer sorgfältig auf allen 6 Seiten mit Sporen von Phycomyces nitens, der andere mit solchen von Mucor mucedo besäet war. Ich wählte diese Pflanzen, weil ihre Fruchtträger in hohem Grade heliotropisch und zugleich geotropisch sind; unter den Versuchsbedingungen aber sollten sie weder eine heliotropische noch eine geotropische Krümmung zeigen. Am Nachmittag des 22. Juni begann der Versuch, die Temperatur war hoch (c. 25° C.) und schon am Morgen des 24. zeigten sich die ersten Fruchtträger beider Arten; Nachmittags waren sie bereits c. 1 cm hoch, am Abend 3 cm; am 25. waren die Träger Mittags bereits 6—7 cm lang; einem dichten Walde gleich standen sie auf allen 6 Seiten der beiden Brodwürfel senkrecht und waren vollkommen gerade; die auf den Kanten der Würfel stehenden hatten eine solche Lage, dass ihre Richtung den Winkel der Kante halbirte (vgl. Fig. 1 m^2). Nur an den Flanken der Brodwürfel, wo die Axe durch diese ging, bemerkte man eine leichte Krümmung der Fruchtträger, und zwar so, dass sie, rings um die Axe stehend, dieser ihre Convexität zukehrten (Fig. 1 m^1, m^3); offenbar eine Folge des Umstandes, dass während jeder Umdrehung eine Anzahl von Fruchtträgern zeitweilig in den Schatten der Axe kam, daher von der (der Axe zugekehrten) Seite immer weniger beleuchtet wurde; diese weniger beleuchtete Seite wurde ein wenig convex, ein Zeichen, wie stark der Heliotropismus dieser Mucorineen ist, und ein Beweis, dass

Digitized by Google

der Apparat genau leistete, was er sollte; denn auf den 4 anderen Seiten des Brodwürfels, welche eine Flächenzone um die Axe bildeten, war keine Spur einer heliotropischen oder geotropischen Krümmung zu bemerken.

Um die Probe auf die geotropische Empfindlichkeit zu machen, wurde am 25. Juni um 9 Uhr das Uhrwerk gestellt; die Axe drehte sich nicht mehr; eine grosse Zahl junger Fruchtträger kam im Laufe des Tages aus dem Brod hervor; sie wuchsen in 6 Stunden um 2—3 cm in die Länge und krümmten sich dabei sämmtlich vertical aufwärts.

In einer Beziehung entsprechen die Bedingungen dieses Versuchs, sowie auch des folgenden, nicht streng den oben angestellten Anforderungen; insofern nämlich, abgesehen von dem oben über die beiden Flankenflächen Gesagten, die Pflanzen der Zonenfläche immer zeitweilig in den Schatten des ganzen Brodwürfels kamen und aus diesem wieder ins Licht eintraten, anstatt beständig gleich beleuchtet zu werden; allein diese Aenderung war für die betreffenden Seiten der Pflanzen symmetrisch gleich und konnte daher, wie der Versuch selbst zeigt, auch keine heliotropische Krümmung hervorrufen. Das den Pflanzen vom Südfenster her etwa 0,5 m davon entfernt) zukommende Licht, z. Th. Sonnenlicht, fiel durch zwei Lagen feinen weissen Florpapiers, war also zerstreutes, aber sehr helles Licht.

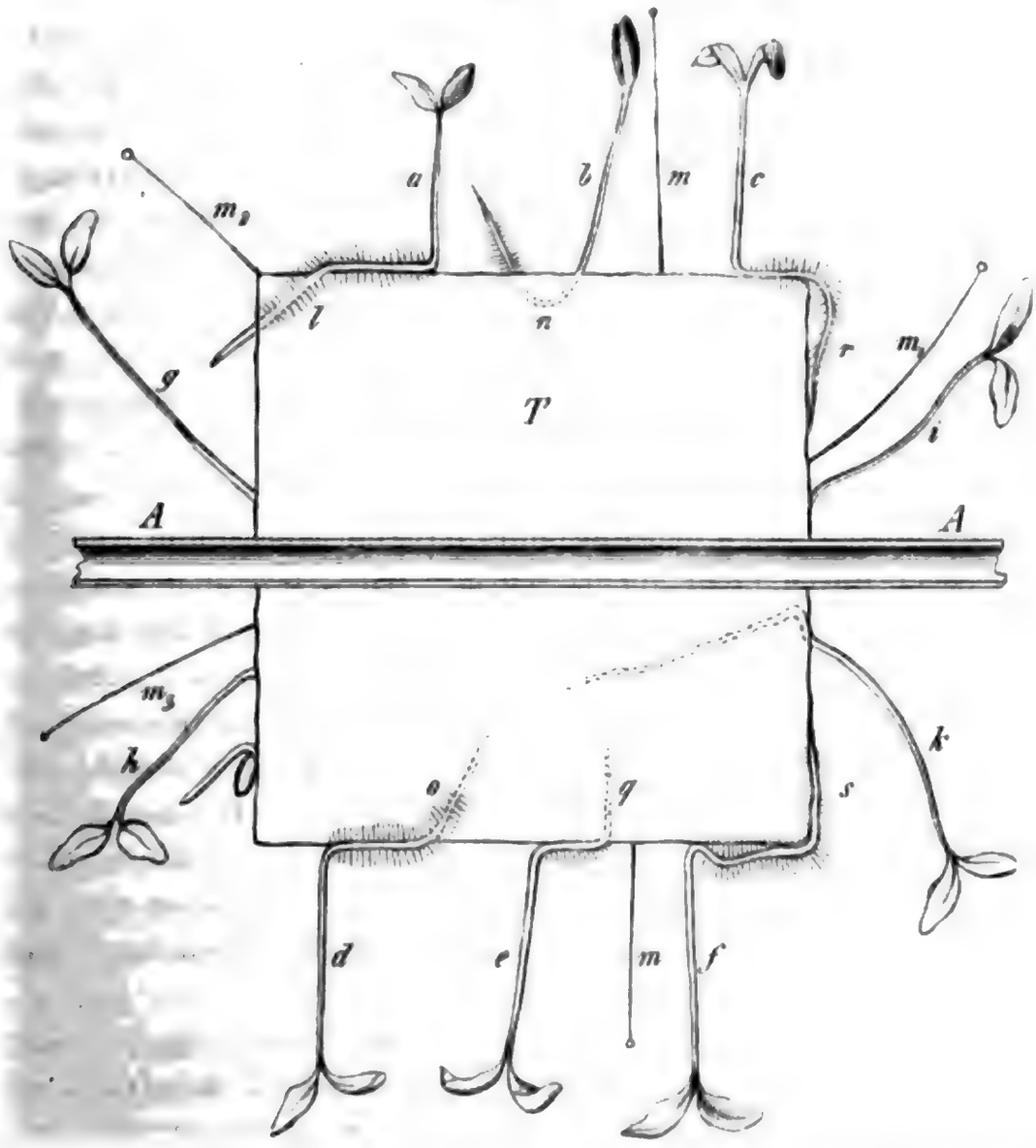
Das Resultat dieses Versuchs war nun aber nicht nur insofern befriedigend, als Geotropismus und Heliotropismus durch das angewandte Verfahren gänzlich ausgeschlossen waren; es zeigte sich auch noch ein anderes Resultat; alle Fruchtträger (abgesehen von den Flanken der Würfel) standen auf dem Substrat senkrecht; dies ist offenbar nur insofern eine Wirkung des Ausschlusses des Heliotropismus und Geotropismus, als dadurch eben entsprechende Krümmungen vermieden wurden; aber warum wuchsen die Träger nicht in allen beliebigen Richtungen, warum gerade senkrecht auf den Flächen des Würfels? Diese Frage lässt sich einstweilen nicht genügend beantworten; ich werde aber weiter unten zeigen, dass auch auf ruhendem, nicht rotirendem Substrat unter Umständen eine ähnliche Erscheinung, wenn auch unvollkommener, auftritt. Möglich dass verschiedene Ursachen dabei zusammenwirken und dass eine derselben in der gleichmässig um die Pflanze vertheilten Luftfeuchtigkeit zu suchen sein dürfte: nach gelegentlichen Wahrnehmungen bei Mucor-Culturen scheint es nämlich, als ob ungleichmässige Vertheilung der Luftfeuchtigkeit die Fruchtkörper in ähnlicher Weise afficirte, wie die Wurzeln (Bd. I. p. 209 ff.); doch werden darüber weitere Versuche zu entscheiden haben. An das Ergebniss des beschriebenen Versuchs knüpft sich aber noch eine weitere Frage: das Mycelium beider Mucorineen war nämlich ganz in das rotirende Brodstück hineingekrochen, ohne irgendwo aus demselben herauszuwachsen, was unter anderen, unten zu beschreibenden Umständen regelmässig geschieht. Jedenfalls lässt sich soviel sagen, dass sich das Mycelium in dieser

Digitized by Google

Beziehung ähnlich verhält, wie echte Keimwurzeln, bei denen die Erscheinung wohl ohne Schwierigkeit auf die von mir früher beschriebene Wirkung feuchter Flächen und die Berührung eines festen Körpers zurückgeführt werden kann. Aber auch die Keimstengel phanerogamer Pflanzen verhalten sich wie die Fruchtträger der Mucorineen, insofern sie sich senkrecht auf alle Flächen des rotirenden Substrats zu stellen suchen.

Am 28. Juni wurde ein feuchter Torfwürfel Fig. 1 *T* auf die Axe des Klinostaten geschoben, dessen 6 Flächen mit Lepidium sativum und Linum

Fig. 1.



Ein Torfwürfel *T* auf der rotirenden Axe *A* des Klinostaten befestigt; *a—k* während der Rotation gewachsene Keimpflanzen von Lepidium sativum und Linum usit.; *m—m₃* Fruchtträger von Mucor mucedo.

usitatissimum besäet waren, d. h. die Samen adhärirten einfach an den Torfoberflächen. Um den später sich entwickelnden Cotyledonen mehr Licht zuzuführen, wurde diesmal ein grosser Spiegel hinter dem Apparate aufgesetzt, vertical parallel mit dem Fenster. Bei der sehr günstigen Keimungstemperatur von fast constant 25° C. waren schon nach 48 Stunden die

Digitized by Google

Keimwurzeln 1—3 cm lang, auch das hypocotyle Glied von Lepidium 1—2 cm lang und die Cotyledonen fast entfaltet und grün. Die Wurzeln schmiegten sich den Oberflächen des rotirenden Torfwürfels fest an und waren mit Haaren dicht bedeckt; wo eine Wurzelspitze auf der Fläche hinwachsend über die Kante kam, da wuchs sie einige Millimeter frei in die Luft hinaus, bog dann aber nach der benachbarten feuchten Fläche hin, um sich an diese anzuschmiegen (Fig. 1 *r*, *s*). Manche drangen auch, indem sich ihre Spitze schief in die Torffläche einbohrte, immer tiefer in diese ein (*o*, *q*) und zuweilen geschah es, dass eine solche im Torf fortgewachsene Wurzel an einer anderen Fläche des Würfels wieder austrat (Fig. 1, l), um einige Millimeter in die Luft hinauszuwachsen und dann wieder nach der feuchten Fläche hinzubiegen. Nach 7—8 Tagen waren die Wurzeln 5—8 cm lang; es hatten sich zahlreiche Nebenwurzeln gebildet, welche sich ganz wie die Hauptwurzeln verhielten. Die Wurzeln zeigten also alle die Erscheinungen, wie ich sie früher als Wirkungen feuchter Oberflächen beschrieben habe, die damals festgestellte Bedingung dieses Verhaltens, dass nämlich die umgebende Luft nicht vollkommen mit Wasserdampf gesättigt sein dürfe, war ebenfalls erfüllt, schon deshalb, weil der Käfig des Apparates an den Durchgangsstellen der Axe Oeffnungen von mehreren Quadratcentimetern Fläche besass. Die Keimstengel der rotirenden Pflanzen waren anfangs vielfach gekrümmt, sie nutirten sehr stark, offenbar begünstigt durch den Umstand, dass ihr Wachsthum weder durch Schwere noch durch Licht afficirt wurde. Dabei trat aber schon in den ersten 48 Stunden die Thatsache deutlich hervor, dass sich alle Keimstengel von dem Substrat emporhoben und zwar vermöge einer scharfen am Wurzelhals ausgeführten Krümmung. Später wurden die Keimstengel fast ganz gerade und standen dabei zum grössten Theil senkrecht auf den Würfelflächen. Doch trat auch hier wieder die oben bei den Mucorineen beschriebene Wirkung der Beschattung durch die Axe an den Flanken des Würfels ein; die Keimstengel krümmten sich alle von dieser weg (Fig. 1, *g*, *h*, *i*, *k*), ganz so wie einige Mucorfäden, die zufällig neben ihnen wuchsen (Fig. 1 m^2, m^3).

Das Eindringen der Wurzeln und des Myceliums in das rotirende Substrat ist unzweifelhaft eine Wirkung des feuchten Substrates selbst; wie die Aufrichtung der Fruchtträger und der Keimstengel, ihr verticaler Stand auf den Würfelflächen zu erklären sind, lasse ich dahingestellt; jedenfalls ist aber auch sie nur durch das Substrat irgendwie veranlasst oder modificirt. Ganz rein kann die Wirkung des Klinostaten nur dann hervortreten, wenn die Keimpflanzen, wie bei meinen Versuchen von 1872, überhaupt nicht auf einem Substrat sich entwickeln, sondern mit Nadeln an der rotirenden Axe freischwebend befestigt sind. Ein Uebelstand des von mir benutzten Apparates liegt auch, wie gezeigt wurde, in der zu dicken Axe, die durch ihren Schatten das Wachsthum der Pflanzen auf den

Digitized by Google

beiden Flanken des Substrat-Würfels stört und eine heliotropische Krümmung erzeugt, die auf den vier anderen Flächen nicht vorhanden ist.

Unter Umständen wird es nöthig sein, die rotirende Axe viel dünner zu machen, vielleicht auch durchsichtig, sie etwa durch ein dünnes Glasrohr zu ersetzen, um ihren Schatten zu vermeiden.

Die Neigung, sich senkrecht auf das Substrat zu stellen, habe ich bei den negativ geotropischen Fruchtträgern von Pilzen schon früher wahrgenommen und zwar unter Umständen, wo der negative Geotropismus und etwaiger positiver Heliotropismus überwunden werden musste. Des ersten hierher gehörigen Falles erinnere ich mich aus dem Jahre 1859, wo ich in einem Garten auf der Unterseite eines hochhängenden Kastens, in welchem eine tropische Orchidee wuchs, einen grossen weissen Agaricus senkrecht abwärts wachsend antraf, den Hut nach unten gerichtet, den Stiel ohne die geringste Krümmung, obgleich die Stiele der Agarici, wie ich 1860 zeigte [1]), entschieden negativ geotropisch sind.

Ein zweiter Fall wurde mir 1870 bekannt. Ich hatte einen Brodwürfel mit Mucor besäet, ihn an einer langen Nadel aufgespiesst und diese in den Kork des hohlen Glasdeckels eines grossen Glascylinders (Bd. I. p. 387) so gesteckt, dass der Brodwürfel in der Mitte des Raumes schwebte, der durch Wasser am Boden feucht gehalten wurde; der Cylinder stand in einem Schrank, geschützt gegen Licht, wo er ganz ungestört einige Tage stehen blieb. Als ich ihn herausnahm, war ich nicht wenig überrascht, zu finden, dass die Fruchtträger des Mucor aus den verticalen Würfelflächen horizontal in die Luft hinauswuchsen; um zu sehen, ob sie in der That nicht geotropisch seien, kehrte ich den Cylinder um, und liess ihn so im Finstern stehen und schon nach wenigen Stunden fand ich die jüngeren Träger mit ihren Köpfchen aufgerichtet, und was von jetzt ab nachwuchs, war deutlich geotropisch.

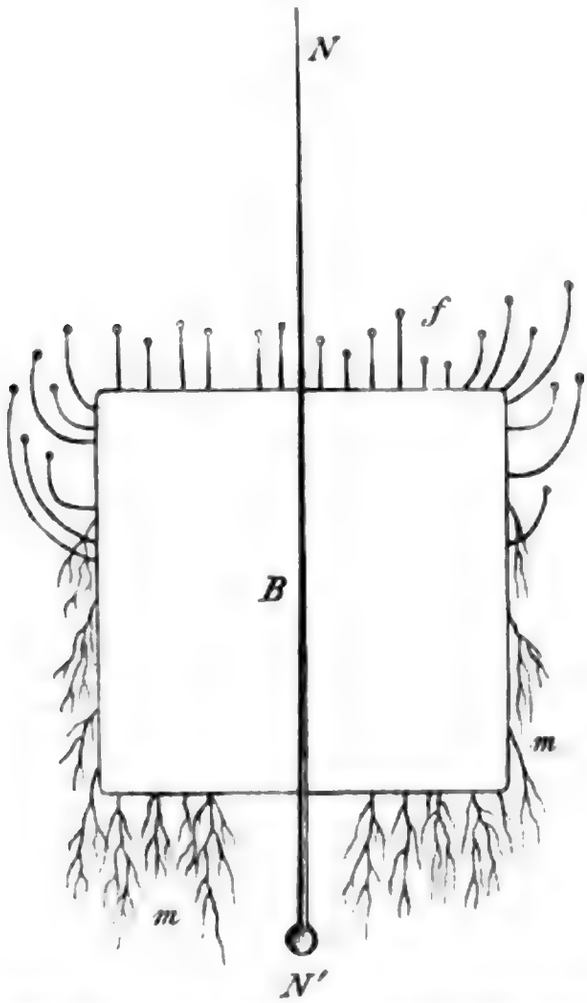
Ich hatte längst gewünscht, diese Beobachtungen zu vervollständigen, und im Frühjahre 1878 unternahm ich im Zusammenhang mit anderen Versuchen über die die Richtung des Wachsthums bestimmenden Ursachen eine Reihe von Versuchen mit Mucor mucedo und Phycomyces nitens. Brodwürfel von ca 5 cm Seite (Fig. 2 *B*) wurden besäet und wie Fig. 2 mit langen Nadeln in grossen Präparatencylindern schwebend befestigt und durch eine Wasserschicht am Boden die Luft in dem gut geschlossenen Gefäss feucht erhalten, das Ganze sorgfältig verdunkelt und ohne Berührung oder Erschütterung ruhig stehen gelassen. Nach 2—3 Tagen (bei 16—20° C.) erschienen zuerst auf der oberen Horizontalfläche des Würfels (Fig. 2 *B*) zahlreiche Fruchtträger (*f*), die von vornherein ganz senkrecht wuchsen; etwas später kamen dann andere auch aus den verticalen Seitenflächen des Würfels, die keineswegs sofort bei ihrem Austritt aus dem Substrat

1) Vergl. Berichte der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860. p. 191.

Digitized by Google

vertical aufstiegen, sondern (wie Fig. 2 zeigt) in leichtem Bogen aufstrebten oder gar erst horizontal austraten und dann mehr plötzlich aufwärts bogen. Während dieser Zeit, aber auch später, war dabei sehr deutlich zu sehen, dass das Mycelium dieser beiden Mucorineen positiv geotropisch ist; es wuchs aus der unteren Horizontalfläche des Brodwürfels heraus in die feuchte Luft und verzweigte sich hier vielfach (Fig. 2 *m*); auch aus den verticalen Würfeloberflächen traten Büschel des Mycels hervor, die aber dann entschieden abwärts wuchsen. Dieses Mycelium verhält sich also ganz wie Wurzeln, die, wenn sie Gelegenheit haben, aus einem feuchten Substrat, dieses verlassend in die feuchte Luft hinabwachsen, weil sie positiv geotropisch sind. Ich lege Werth auf diese bei jedem derartigen Versuch zu machende Beobachtung, weil van Tieghem [1]) den schon früher von mir behaupteten positiven Geotropismus des Mucormyceliums bestritten hat, und zwar deshalb, weil Mucor-Sporen, in einen hängenden Flüssigkeitstropfen gesäet, ihre ersten Schläuche in diesem (»c'est à dire vers le haut«) entwickeln. Das mag sein, allein wie soll das von mir erhaltene Versuchsergebniss anders als durch positiven Geotropismus erklärt werden? Dies schliesst ja auch nicht aus, dass das Mycelium für andere Einflüsse empfindlich ist; zudem scheint der Geotropismus des Mucormyceliums nicht sehr energisch zu sein; lässt man Sporen in einer dünnen Gelatineschicht keimen, welche auf einer vertical stehenden Glastafel haftet, so wächst das Mycelium nach allen Seiten, auch aufwärts, doch so, dass der Umfang seiner Verzweigungen nicht genau kreisförmig wird, wie bei horizontaler Lage der Tafel, sondern etwas oval, nach unten ausgezogen. Ist nun der Geotropismus des Myceliums schwach und wird dieses, wie echte Wurzeln, von feuchten Oberflächen und von der Berührung mit festem Substrat afficirt, so kann jener durch diese Ursachen leicht verdeckt werden.

Fig. 2.



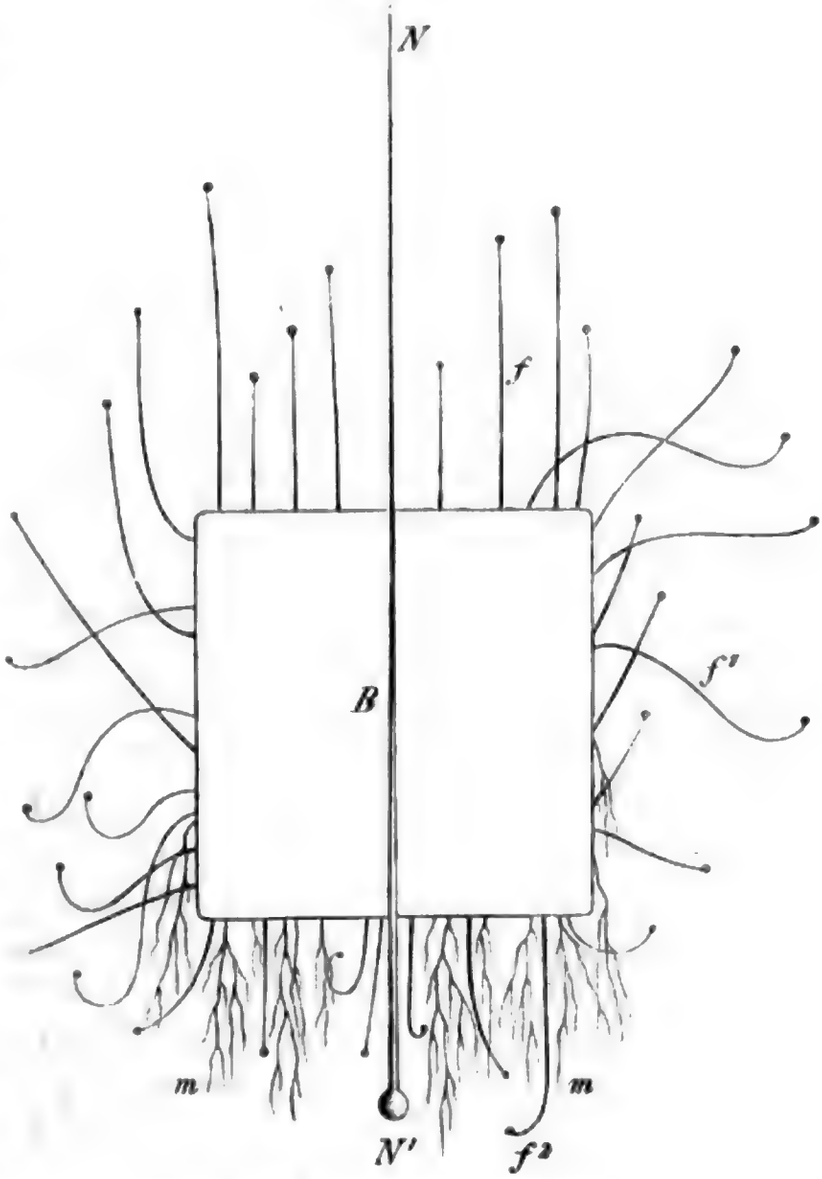
Ein Brodwürfel *B* an einer Nadel *NN'* befestigt und in feuchter Luft schwebend; *f* Fruchtträger von Phycomyces nitens; *m m* das Mycelium aus dem Substrat herauswachsend; 3 Tage nach der Aussaat.

1) Van Tieghem in Extrait de Bulletin de la Société botan. de France. 14. Febr. 1876. p. 57. Anm.

Digitized by Google

Wende ich mich nun wieder zu den Fruchtträgern, so möchte ich sogleich erwähnen, dass van Tieghem l. c. angiebt, diese wenden sich, wenn die Sporen in einen hängenden Tropfen gesäet wurden, von letzterem weg, abwärts in die Luft; auch an den Brodwürfeln, in feuchter Luft treten (aber immer erst zuletzt) aus der unteren Horizontalfläche Fruchtträger hervor (Fig. 3), die zuweilen völlig vertical abwärts auswachsen, öfter aber bei ihrer Verlängerung einen Bogen aufwärts machen. (f^2). Van Tieghem bestreitet, dass der aufrechte Wuchs der Mucorträger unter normalen Verhältnissen durch negativen Geotropismus bewirkt sei; aber wie ist dann die oben angegebene ältere Beobachtung von mir, sowie die Aufwärtskrümmung der aus den verticalen Flächen (f^1) und der Unterseite des Würfels kommenden Träger zu erklären? Wir werden vielmehr sagen müssen, dass so, wie die Wurzeln der Samenpflanzen und das Mycelium von Mucor neben ihrem positiven Geotropismus noch von anderen Kräften afficirt werden, die ihre Wachsthumsrichtung bestimmen, so ist es auch bei den Fruchtträgern der Mucorineen; wenn sie unter besonderen Umständen ihrem negativen Geotropismus nicht folgen, weil andere Kräfte stärker einwirken, so ist damit ihr Geotropismus ebensowenig widerlegt, wie etwa das Gewicht eines Stückes Eisen geleugnet werden könnte, weil es von einem Magneten schwebend erhalten wird.

Fig. 3.



Wie Fig. 3, aber um 24 Stunden älter.

Van Tieghem, der den Geotropismus der Mucorineen leugnet, sucht die Ursache ihrer Wachsthumsrichtungen in einer Eigenschaft, welche er »Somatotropismus« nennt. Indem er die »Arcaden-Krümmungen der fructificirenden Stolonen von Absidia« zu erklären sucht, kommt er zu dem Schluss:

Digitized by Google

»Ce n'est donc (l. c. p. 58), on le voit, ni comme milieu nutritif, ni comme source d'humidité, mais simplement comme masse, que le substratum agit sur le tube fructifère des Absidia« u. s. w. Ferner: »De même nature, que l'influence de la pesenteur sur une racine principale, cette action de masse en diffère parce qu'elle ne s'exerce qu'à petite distance, qu'elle est limitée par conséquent à la couche superficielle du sol« u. s. w. Dies ist der Somatotropismus. Da die mit dieser Eigenschaft ausgestatteten Pflanzen, wie ausdrücklich hervorgehoben wird, durch die Action der Masse afficirt werden, so wäre der Somatotropismus eine Wirkung der Gravitation und nur eine andere Form des Geotropismus, der ja auch eine Wirkung der Masse des Erdkörpers ist; wir müssten demnach zweierlei Wirkungen der Masse oder der Gravitation unterscheiden; eine solche, welche der ganze Erdkörper ausübt, und eine zweite, die jeder an Masse dagegen verschwindend kleine Körper hervorbringt, wenn er in sehr kleiner, aber doch messbarer Distanz der Pflanze gegenübersteht. Daraus würde nun aber folgen, dass die Massenwirkung der ganzen Erde auf so eine Pflanze geringer wäre als die Massenwirkung eines kleinen Glasstückchens, oder die durch letzteres erzeugte Acceleration müsste viel grösser sein als der Werth g, was wohl Niemand zugeben wird. Wird diese Folgerung aber zurückgewiesen, so kann es sich bei dem »Somatotropismus« auch nicht mehr um eine Massenwirkung handeln.

Jedenfalls beweisen meine oben mitgetheilten Erfahrungen, dass die beiden oben genannten Mucorineen im Wesentlichen ganz dieselben Erscheinungen zeigen, wie die Keimpflanzen der Phanerogamen: das Mycelium verhält sich wie die Wurzeln, es ist positiv geotropisch, für den Einfluss feuchter Flächen (und wohl auch für die Berührung mit festen Körpern) empfindlich und dringt daher in das Substrat ein, auch wenn dieses langsam rotirt; die Fruchtträger der Mucorineen aber verhalten sich wie Keimstengel, sind negativ geotropisch und werden zugleich bei langsamer Rotation in verticaler Ebene durch andere Kräfte so afficirt, dass sie sich auf den Substratflächen senkrecht zu stellen suchen.

Ganz so wie die Mucorineen, deren Geotropismus ich constatire, während van Tieghem ihn leugnet, verhalten sich aber auch hoch entwickelte Pilze, deren negativer Geotropismus leicht zu constatiren ist, wie folgender Versuch lehrt.

In einen Beutel von grossmaschigem Stramin wurde frischer Pferdedünger so eingefüllt, dass das Ganze eine Kugel bildete, die an dem Deckel eines grossen Präparatencylinders aufgehängt wurde, so dass sie in dem feuchten Raum desselben frei schwebte. Da die Ausbildung der kleinen Coprinus, welche sich regelmässig auf dem genannten Substrat entwickeln, durch das Licht bekanntlich begünstigt wird, einseitige Beleuchtung aber heliotropische Krümmungen verursacht haben würde, so stellte ich den Cylinder nicht ins Dunkle, sondern auf den Teller eines Drehwerkes, der

Digitized by Google

sich in circa 50 Minuten einmal umdrehte, wobei die Keimpflanzen von Phanerogamen sowie auch Mucor ganz gerade aufwärts wachsen, obgleich das Licht einseitig von einem Südfenster kommt. Aus dem kugeligen Substrat kamen nun zuerst nach einigen Tagen, durch die Maschen des Stramins austretend, sehr zahlreiche Pilobolusfruchtträger zum Vorschein, die, nur etwa 3—4mm lang, auf der Kugelfläche senkrecht standen, d. h. auf der Unterseite der Kugel abwärts, an den Flanken horizontal u. s. w. waren. Einige Tage später erschienen nun auch sehr zahlreiche Coprinen, deren Stiele 6—8 cm lang, deren sich rasch entfaltende Hüte 10—15 mm breit wurden. Sie traten an allen Stellen der Kugel aus den Maschen des Stramins hervor; die meisten, zumal an den Flanken der Kugel, krümmten sich sofort nach ihrem Austritt scharf aufwärts; die auf der Unterseite der Kugel entspringenden dagegen wuchsen meist in der Richtung der Kugelradien schief abwärts, dabei eine leichte Krümmung nach oben zeigend, um den Hut mehr oder weniger in seine normale Lage zu bringen, was oft durch eine kräftige Krümmung unmittelbar unter dem Hut gelang. Endlich traten auch einige Exemplare am untersten Theil der Kugel hervor und diese wuchsen ganz gerade abwärts, nicht einmal der Theil des Stiels dicht am Hut machte eine Krümmung, so dass der ganze Stiel und Hut umgekehrt, gewissermassen auf dem Kopfe stand. Es leuchtet aus dem in der folgenden Abhandlung über die geotropisch wirksame Sinuscomponente der Schwere zu Sagenden ein, dass gerade die von vornherein senkrecht abwärts wachsenden Exemplare am leichtesten ohne geotropische Krümmung bleiben müssen, weil bei ihnen die geotropisch wirksame Componente der Schwere gleich Null oder doch sehr klein ist, während die jungen Pilze, welche ihrer ersten Anlage nach horizontal aus der Kugel hervorwuchsen, der Schwere den allergünstigsten Wirkungswinkel darboten und demgemäss auch sehr energische Aufwärtskrümmungen erfuhren.

Die Coprinus auf dem Pferdedung verhalten sich also gerade so wie die Mucor und Phycomyces auf den Brodwürfeln; sie unterlagen zwei sie richtenden Einwirkungen, von denen die eine unzweifelhafter Geotropismus ist, die andere aber, die von unbekannten Ursachen abhängt, die Verticalstellung auf dem Substrat hervorzubringen sucht.

Wenn irgend eine Frage am Klinostaten ihre Lösung zu finden bestimmt ist, so wird es, wie ich glaube, die sein, durch welche Ursachen die Verticalstellung auf dem Substrat hervorgerufen wird, weil durch diesen Apparat die Mitwirkung des Geotropismus wie des Heliotropismus ausgeschlossen werden kann. Einige von mir bereits in dieser Richtung unternommene Versuche mussten aus äusseren Gründen unbeendigt bleiben.

Würzburg, im December 1878.

Digitized by Google

X.

Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile.

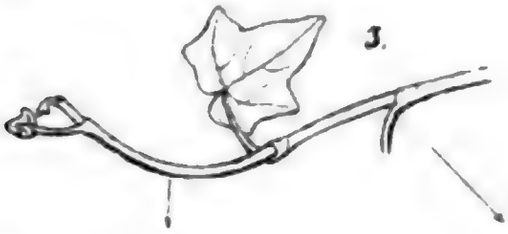
Von

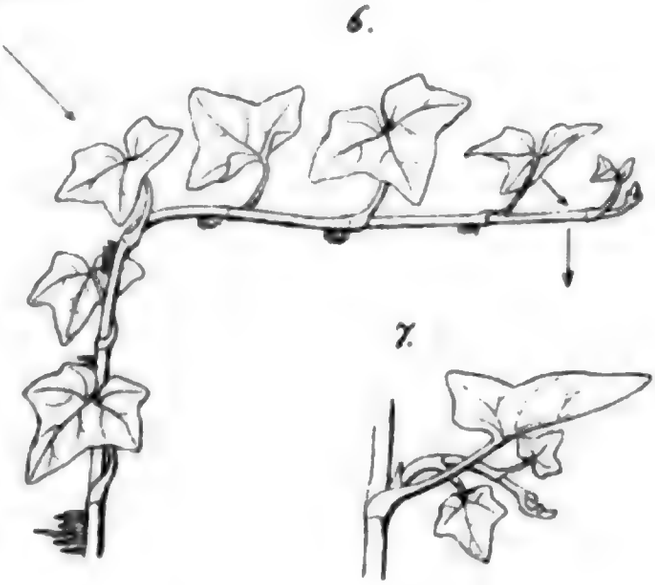
Julius Sachs.

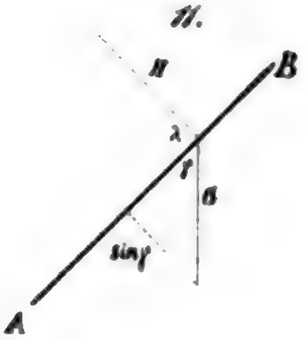
(Hierzu Tafel VI.)

Wenn ein Pflanzenkörper, gleichgiltig ob er zu den anatomisch einfachst gebauten oder zu den histologisch hoch organischen gehört, während seines Wachsthums Auszweigungen verschiedener Art erzeugt, so wachsen diese bekanntlich in verschiedenen Richtungen, sowohl verglichen unter sich, als auch in Bezug auf den Horizont des Standortes. Die Richtungsverschiedenheit wird bekanntlich durch äussere Einflüsse, Licht, Gravitation, auch Feuchtigkeit, dauernde Berührung, aber auch z. Th. durch die gegenseitige Abhängigkeit der wachsenden Theile von einander bestimmt; dabei ist die Thatsache von ganz hervorragender Bedeutung, dass verschiedene Theile derselben Pflanze unter ganz gleichen äusseren Bedingungen verschiedene Wachsthumsrichtungen einschlagen. Es ist daher nicht zweifelhaft, dass die innere Organisation (wenn auch nicht die sichtbare anatomische Structur) der verschiedenen Theile es ist, welche die Art ihrer Reaction auf gleiche äussere Einflüsse entscheidend bestimmt. Diese verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber will ich, um eine kurze Bezeichnung zu haben, die Anisotropie der Pflanzentheile nennen. In diesem Sinne sind also z. B. der aufrecht wachsende Hauptstamm und die abwärts wachsende Hauptwurzel einer Pflanze unter sich anisotrop (in diesem Falle antitrop); aber ebenso sind auch der verticale Hauptstamm und seine schiefen oder horizontalen Aeste unter sich anisotrop; ganz dasselbe gilt von den verticalen Hauptwurzeln und ihren schiefen oder horizontalen Nebenwurzeln. Um noch ein davon möglichst verschiedenes Beispiel anzuführen, sind der kriechende Stamm einer Caulerpa, ihre aufrechten Blätter und ihre abwärts wachsenden Wurzeln anisotrop unter sich, was zugleich zeigt, dass die Theile einer »einzelligen« (besser nicht cellulären) Pflanze diese Eigenschaft ebenfalls besitzen; ganz dasselbe würden die aufrechten Fruchtträger und das horizontal oder abwärts wachsende Mycelium eines Mucor beweisen (s. oben pag. 222).

Digitized by Google







Digitized by Google

Es wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein, einige Erfahrungen und theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Anisotropie mitzutheilen. Bevor ich aber in speciellere Darlegungen eintrete, möchte ich noch eine Classification der anisotropen Theile vorschlagen, nämlich die in der Ueberschrift bezeichnete Eintheilung derselben in orthotrope und plagiotrope. Orthotrop will ich diejenigen Theile nennen, welche sich unter ganz normalen Vegetationsbedingungen vertical stellen, die aber unter Umständen zumal bei ungleichseitiger Beleuchtung auch schiefe Stellung annehmen können; dahin gehören also die gewöhnlichen aufrechten Hauptstämme, manche Blattstiele (z. B. von Sauromatum u. a.) und die abwärts wachsenden Hauptwurzeln. Letztere sind im Vergleich mit ersteren zwar anisotrop, aber doch ebenso wie jene orthotrop. Die orthotropen Theile sind im Allgemeinen solche, welche dem Licht und der Schwere[1]) gegenüber eine um die Längsaxe herum allseitig gleiche Reactionsfähigkeit besitzen, sich daher immer so zu stellen suchen, dass sie auf allen Seiten ihrer Längsaxe gleichmässig beleuchtet und gleichmässig von der Schwere afficirt werden, was bei horizontaler Unterlage und allseitig gleicher Beleuchtung eben die senkrechte Stellung oberirdischer Theile bewirkt. Im Allgemeinen sind die orthotropen Organe zugleich diejenigen, deren Querschnitt radiär gebaut ist, d. h. so, dass von dem organischen Mittelpunkt ausgehend jedem Radius ein gleichartig organisirter, aber symmetrisch entgegengesetzter entspricht; doch werde ich weiterhin zeigen, dass unter Umständen auch solche Organe plagiotrop sein können.

Sind nun an einer gegebenen Pflanze die orthotropen Theile bekannt, so folgt sofort, dass alle unter gleichen äusseren Bedingungen anders gerichteten Theile plagiotrope sein müssen. Gewöhnlich sind plagiotrope Organe bilateral, aber nicht alle bilateralen sind plagiotrop. Man muss nämlich, um hier ins Reine zu kommen, zwei Arten der Bilateralität unterscheiden, einerseits diejenige, die sich überhaupt nur in der Bildung zweier symmetrischer Hälften des Organs ausspricht, wie es z. B. bei den Blättern der Irisarten der Fall ist, wo eine rechte und linke Verticalfläche zu einander symmetrisch sind; ein derartiges Organ ist wenigstens bezüglich dieser beiden Flächen orthotrop. Andererseits ist die bei Weitem grösste Zahl der bilateralen Organe zugleich dorsiventral, womit ich die Eigenschaft bezeichne, dass ausser einer rechten und linken (meist symmetrischen) Hälfte eine Bauchseite und eine Rückenseite zu unterscheiden ist, deren Organisation mehr oder minder Verschiedenheit zeigt, wie bei dem Thallus der Marchantien und den meisten Laubblättern. Derartige dorsiventrale Organe sind immer plagiotrop, weil sie gegen gleichartige äussere Einflüsse auf Bauch- und Rückenseite verschieden reagiren. Doch giebt es auch Beispiele, dass radiär gebaute Organe plagiotrop werden,

1) Auch wohl der Feuchtigkeit und Berührung gegenüber.

Digitized by Google

wie die Laubsprosse von Tropaeolum, wo das Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus die schiefe oder horizontale Lage verursacht.

Es ist nun jedenfalls eines der Hauptprobleme auf dem Gebiet der Anisotropie im Pflanzenreich, zu untersuchen, worin denn genauer betrachtet der Unterschied zwischen orthotropen und plagiotropen Theilen liegt.

Bekanntlich glaubte Frank [1]) (1870) die Lösung des Problems in der Annahme zu finden, dass plagiotrope Theile eine eigenthümliche Polarisation der Zellhäute besitzen, vermöge welcher sie von Schwere und Licht so afficirt werden, dass die Wachsthumsaxe des betreffenden Organes sich zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere quer stellt. Er unterschied daher zwischen longitudinalem und transversalem Geotropismus und Heliotropismus. Abgesehen von dem auffallenden Umstand, dass nach Frank eine solche Polarisation zwar für den transversalen, nicht aber für den longitudinalen Geotropismus und Heliotropismus nöthig sei, lässt sich der von ihm aufgestellte Unterschied also etwa in ähnlicher Weise auffassen, wie der Unterschied zwischen paramagnetischen und diamagnetischen Körpern.

Diese Ansicht erfuhr bald darauf von de Vries eine eingehende und, wie ich überzeugt bin, durchschlagende Widerlegung [2]), die im Wesentlichen darauf hinausläuft, dass Frank's Annahme zweier ganz verschiedener Arten von Geo- und Heliotropismus in den von Frank citirten Fällen ganz unnöthig ist, da der Plagiotropismus der betreffenden Theile durch dieselben geotropischen und heliotropischen Eigenschaften sich erklären lasse, wie diese den orthotropen Theilen zukommen; nur werden in diesen Fällen durch gleichzeitige Einwirkung von longitudinaler Epinastie zuweilen durch Belastung und tordirende Ursachen den Theilen plagiotrope Richtungen aufgenöthigt. Diese letzteren sind nach de Vries resultirende Richtungen aus verschiedenen krümmenden Componenten. Als Princip machte de Vries überhaupt geltend, dass wachsende Pflanzentheile im Allgemeinen gleichzeitig verschiedenen krümmenden Einwirkungen ausgesetzt sind, und dass daher die wirklich zu Stande kommende Krümmung oder Richtung eines Theils als eine aus verschiedenen Ursachen resultirende aufzufassen ist, ein Princip, welches dadurch keine Ausnahme erleidet, dass in einzelnen Fällen gewisse Einflüsse nur unmerklich, in anderen aber so überwiegend sich geltend machen, dass andere dagegen vernachlässigt werden können, nur ist es natürlich Aufgabe der Forschung, zu untersuchen, ob dies in einem gegebenen Falle sich so verhält.

---

1) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzen-Theilen. Leipzig 1870.

2) Arbeiten d. bot. Instituts in Wurzburg. Bd. I. p. 223, worauf Frank's Erwiderung bot. Zeitg. 1873 erfolgte, die durch de Vries Flora 1873 beantwortet wurde.

Digitized by Google

Von seiner Untersuchung über die Ursachen des Plagiotropismus hat de Vries die von Frank für seine Theorie ebenfalls herbeigezogenen Marchantien und Jungermannien ausdrücklich ausgeschlossen. Dieser Umstand, in Verbindung mit manchen neueren Wahrnehmungen über das Verhalten plagiotroper Theile [1], veranlasste mich, gerade die Marchantien, die, wie sich bald herausstellte, als Typus für zahlreiche Thallophyten und Muscineen gelten können, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, deren Resultate abermals gegen Frank's Theorie vom transversalen Geotropismus und Heliotropismus sprechen und das von de Vries vertheidigte Princip zu erweiterter Geltung bringen. Aber ganz abgesehen davon bieten Marchantia und die betreffs der Anisotropie ähnlichen Formen so viel des Lehrreichen und bisher nicht Beachteten, dass das hier Mitzutheilende einiges Interesse beanspruchen darf.

Indem ich aber zugleich einige Phanerogamen, besonders den Epheu, betreffs ihres Plagiotropismus untersuchte, fanden sich eine Reihe von Thatsachen, die bisher nicht näher untersucht sind und manche neue Gesichtspunkte darbieten.

Indem ich andererseits diese Ergebnisse theoretisch zu bewältigen suchte, waren es ganz besonders zwei Fragen, die ich einer Lösung näher gebracht zu haben glaube; nämlich zuerst die Frage, warum plagiotrope Pflanzentheile oft wirklich oder nahezu rechtwinkelig zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere gestellt sind, ohne doch im Sinne Frank's transversal heliotropisch zu sein; und zweitens, wie es geschieht, dass ganz unbedeutende Veränderungen in der äusseren Form plagiotroper Organe im Stande sind, dieselben orthotrop zu machen, und vice versa.

I.

Marchantia polymorpha und ähnliche Formen.

§ 1. Anisotropie der Theile von Marchantia unter normalen Vegetationsverhältnissen.

Wenn die Pflanze auf horizontalem oder wenig geneigtem Boden bei allseitig gleicher oder doch beinahe gleicher Beleuchtung im Freien wächst, so sind die bekannten breiten Thalluslappen dem Boden mit ihrer Unterseite dicht angepresst, also in der Hauptsache horizontal oder quer gestellt zur Resultante des einfallenden Lichts und zur Richtung der Schwere; sie

---

1) Besonders interessant waren mir Stahl's weiter unten ausführlich mitzutheilende Beobachtungen an Endocarpon pusillum, die ihn zu der Vermuthung führten, »dass die zu dem einfallenden Licht senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Componenten bedingt würde«; eine Ansicht, die ebenso wie das von de Vries geltend gemachte Princip gegen die Hypothese des Transversal-Heliotropismus gerichtet ist.

Digitized by Google

sind also plagiotrop. Die Wurzelhaare dagegen sind streng orthotrop, senkrecht abwärts in den Boden eindringend; fructificirt die Pflanze, so steigen die annähernd stielrunden Träger der männlichen und weiblichen Hüte senkrecht empor, sie sind ebenfalls orthotrop, aber im entgegengesetzten Sinne wie die Wurzeln. Auch die Antheridien und Archegonien sind entgegengesetzt anisotrop, jene stehen aufrecht in ihren Höhlungen des Hutes; die Archegonien dagegen sind abwärts gekehrt; letzteres gilt auch von den Sporogonien. — Die Brutknospenbehälter, welche besonders reichlich auf den nicht fructificirenden Thalluslappen entstehen, den fructificirenden zuweilen ganz fehlen, stehen aufrecht, sind orthotrop. Die Brutknospen selbst, solange sie noch auf ihren Stielen sitzen (mit dem plagiotropen Thallus verbunden sind), sind, wenn man auf ihre beiden Vegetationspunkte Rücksicht nimmt, weder plagiotrop, wie der Thallus, noch orthotrop wie die Hutstiele; sie sind vielmehr in dieser Beziehung neutral, indem sie die beiden flachen Seiten, deren eine später zur Unterseite wird, vertical haben und zugleich die Verbindungslinie ihrer Vegetationspunkte horizontal liegt; sie sind eben nicht dorsiventral, wie der Thallus, sondern nur bilateral, da die beiden flachen Seiten gleichartig beschaffen sind und es, wie Pfeffer gezeigt hat[1]), ganz von äusseren Umständen abhängt, welche Seite später Wurzeln treibt. Auch die beiden organischen Enden, die beiden Endpunkte der Wachsthumsaxe, welche die beiden Vegetationspunkte der Brutknospe verbindet, sind einander gleich (nicht wie Basis und Scheitel verschieden); dies zeigt die sichtbare Organisation und die Thatsache, dass Brutknospen, auf günstigem Boden ausgesäet, regelmässig aus beiden Einbuchtungen gleich starke, nach entgegengesetzten Richtungen wachsende Sprosse erzeugen. Die Anisotropie der Marchantia lässt sich also durch folgende Tabelle übersichtlich darstellen:

1. Thallus — plagiotrop und dorsiventral;
2. Wurzeln — orthotrop abwärts und radiär;
3. Träger — orthotrop aufwärts u. durch Einrollung fast radiär;
4. Archegonien — orthotrop abwärts und radiär;
5. Antheridien — orthotrop aufwärts und radiär;
6. Brutkörbchen — orthotrop aufwärts und radiär;
7. Brutknospen — neutral, weder orthotrop noch plagiotrop (Längsaxe isopolar); Symmetrieebene vertical.

§ 2. Wachsthum auf verschieden geneigten Flächen.

So lange man die Anisotropie der verschiedenen Theile nur an der unter normalen Vegetationsbedingungen wachsenden Pflanze kennt, lässt sich

1) Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. I. p. 77.

Digitized by Google

darüber weiter nichts aussagen, als was soeben mitgetheilt wurde. Kommt es darauf an, die Ursachen der Anisotropie aufzufinden, so müssen die Pflanzen unter Umständen cultivirt werden, wo die resultirende Lichtrichtung mit der Schwere oder der an ihre Stelle zu setzenden Centrifugalkraft unter verschiedenem Winkel auf die Pflanze einwirkt. Abgesehen von zahlreichen aus Brutknospen und Sporen erzogenen Culturen auf Gartenerde in Töpfen wurden zu diesem Zweck zahlreiche Aussaaten von Brutknospen auf Torfstücken gemacht, welche mit Nährstofflösung getränkt, dann in Quellwasser gewaschen und endlich ausgekocht waren. Derartige Culturen gedeihen vortrefflich und liefern sehr kräftige, fructificirende, auch mit Körbchen reich besetzte Pflanzen. Die Torfstücke hatten immer, und dies ist die Hauptsache, die Form von gewöhnlichen parallelepipedischen Ziegeln von 14—15 cm Länge, 4—5 cm Höhe und Breite, welche so gelegt wurden, dass eine Langseite vertical, eine andere (Oberseite) horizontal lag und zwar so, dass das Licht diese beiden Seiten ungefähr unter 45° Neigung traf. Diese beiden Seiten des Ziegels wurden mit Brutknospen besäet; ebenso aber auch die rechte und linke kleinere Fläche (Flanke) des Ziegels, die so lag, dass das einfallende Licht parallel mit diesen Flächen neben ihnen hinstrahlte.

Jeder derartig vorgerichtete Torf-Ziegel lag auf einer viereckigen Zinkschale (auf einer dicken Glastafel, um den Ziegel mit dieser abheben zu können, ohne ihn zu berühren) und wurde mit einem kubischen Zinkkasten von ca. 25 cm Seite bedeckt, um feuchte Luft zu erhalten und die Beleuchtung zu reguliren; an den Zinkkästen besteht nämlich je eine der Seiten aus Glas; durch diese Scheibe allein fällt Licht ein, und um das im Kasten selbst reflectirte Licht möglichst zu schwächen, ist dieser innen schwarz angestrichen.

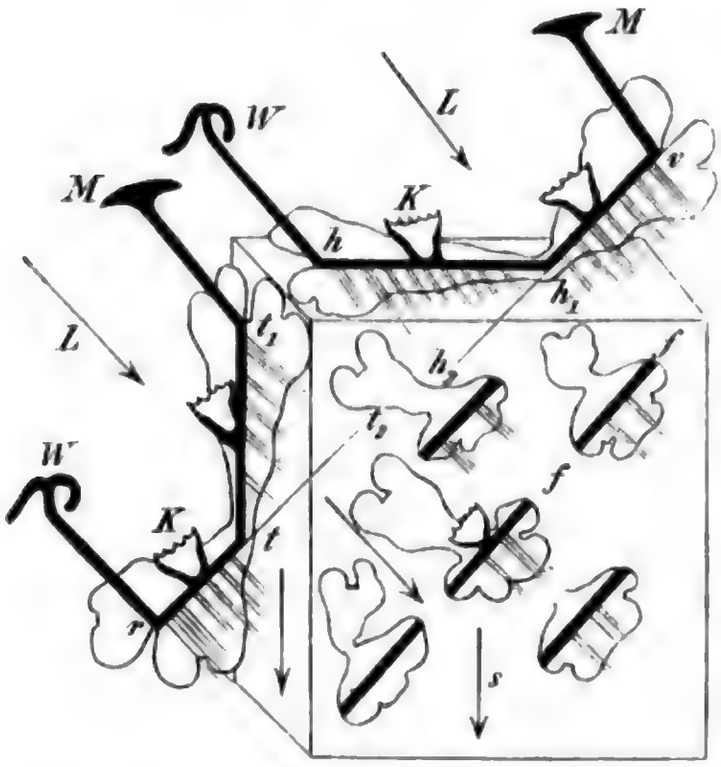
So hergerichtet standen die Apparate meist vom April bis in den August vor oder im geöffneten Nordfenster, zuweilen an Südfenstern. Um die aus dem Geotropismus und Heliotropismus resultirende Richtung von Pflanzentheilen, welche in Bezug auf beide sehr empfindlich sind, kennen zu lernen, liess ich öfter auf den Torfziegeln kleine Gräser keimen, die sich so stellten, dass sie mit dem Horizont einen Winkel von ungefähr 45° bildeten; auf der Oberseite sowohl wie auf der beleuchteten Vorderseite des Ziegels hatten sie daher ebenfalls eine Neigung von ungefähr 45°. Es ist hierbei vorausgesetzt, dass die Beleuchtung während der Sommermonate eine recht kräftige, wenn auch nicht näher bestimmte war. Die Cultur der Marchantien wurde immer so lange fortgesetzt, bis die Thalluslappen 3—5, auch 6 cm lang, 1—2, auch 2,5 cm breit waren, und meist trat schliesslich die Bildung von Hüten ein.

Vorausgesetzt, dass die Apparate während dieser Zeit von 4—6 Wochen ruhig und unverrückt stehen blieben, ergab sich nun ganz übereinstimmend ein Resultat, welches sich wohl am einfachsten durch die schematische

Digitized by Google

Figur 1 veranschaulichen lässt. Das Quadrat repräsentirt die eine verticale Flanke des Torfziegels, welche von dem schief einfallenden Licht nur gestreift wird. Die Vorder- und Oberseite des Ziegels sind in feineren Linien perspectivisch angedeutet; ebenso die Umrisse der Thalluslappen-Paare von zwei Pflanzen, deren Jedes aus einer Brutknospe erwachsen ist, die eine Pflanze auf der Vorderseite, die andere auf der Oberseite des Ziegels. Ebenso sieht man auf der dem Leser zugekehrten Flanke (Quadrat) einige perspectivisch verkürzte Figuren von Thalluslappen, die man sich so zu denken hat, dass sie dem Ziegel theils anliegen, theils aber frei (gegen den Beschauer) vorspringen; letzteres sind die mit den schwarzen Strichen bezeichneten. Uebrigens soll der in dünnen Strichen gehaltene perspectivisch gezeichnete Theil der Figur nur zur besseren Orientirung dienen. Das, was eigentlich dargestellt werden soll, liegt in den dicken schwarzen Strichen, die so aufzufassen sind, als ob sie Längsschnitte durch die zwei fructificirenden Pflanzen darstellten; die durch die abstehenden Thalluslappen der uns zugekehrten Ziegelflanke gelegten dicken Striche würden dagegen Querschnitte derselben darstellen. Oder mit anderen Worten: die dicken Striche bezeichnen überall die Projection der Pflanzen auf eine durch den Ziegel vertical gelegte Ebene. Die männlichen und weiblichen Hüte, Wurzeln und Brutkörbchen sind hinreichend kenntlich. Die senkrechten Pfeile bezeichnen die Richtung der Schwere und die schiefen ungefähr die resultirende Lichtrichtung.

Fig. 1.



Unter diesen Bedingungen besagt nun unser Schema betreffs der Anisotropie der einzelnen Theile Folgendes:

1. Die orthotropen Theile der Marchantien, nämlich die Inflorescenzenträger, die Wurzelschläuche und die Körbchen sind dem schief einfallenden Licht entsprechend schief gerichtet; also ziemlich genau so, wie auch ein Graskeim neben den Pflanzen sich richten würde, der gleichzeitig dem Geotropismus und dem Heliotropismus bei schiefer Beleuchtung unterliegt. Man bemerkt, dass die Träger unmittelbar unter dem Hut ein wenig mehr aufwärts gekrümmt sind, offenbar in Folge der durch den Hut

Digitized by Google

selbst bewirkten Beschattung, wodurch die heliotropische Wirkung geschwächt und die geotropische Aufrichtung weniger gehindert wird. Die Brutkörbchen stellen ihre Längsaxe ähnlich wie die Stiele der Fruchtträger; doch oft etwas mehr der Verticale angenähert, was besonders an den Thalluslappen der Vorderseite oft deutlich zu sehen ist.

In wieweit die schiefe Richtung der Wurzelschläuche als Resultirende von Geotropismus und Heliotropismus erklärt werden kann, oder ob hier noch andere Factoren mitwirken, kann ich gegenwärtig nicht bestimmen. Diese Frage mag ebenso, wie die nach den Richtkräften der Archegonien und Antheridien späterer Beobachtung vorbehalten bleiben.

2. Die plagiotropen Thalluslappen nehmen, soweit es die feste Unterlage gestattet, bei kräftiger Beleuchtung eine Lage an, welche ungefähr rechtwinkelig zu der Richtung der orthotropen Träger steht; so der hintere Lappen auf der Oberseite des Ziegels (Fig. 1) und der untere Lappen auf der Vorderseite desselben; ebenso die frei abstehenden Lappen der (zugekehrten) Flanke. Diese Lappen haben sich in Folge der schiefen Beleuchtung aufgerichtet, also vom Substrat abgelöst, so dass ihre Wurzeln nicht in dieses eindringen, sondern frei in die Luft wachsen.[1] Unser Schema zeigt nun ferner, dass der dem Licht zugekehrte Thalluslappen auf der horizontalen Oberseite des Ziegels ebenso wie der aufwärts gerichtete Lappen auf der verticalen Vorderseite desselben dem Substrat fest anliegt, so dass auch die Wurzeln ohne Weiteres in dieses eindringen[2]. Sowohl die anliegenden wie die abstehenden Lappen auf der Ober- und auf der Vorderseite des Ziegels sind so gerichtet, dass ein Querschnitt horizontal liegen würde; dagegen haben die frei abstehenden Lappen auf der Flanke des Ziegels, wie man sieht, eine solche Lage, dass der Querschnitt schief steht, aber nahezu rechtwinkelig zum Licht und zu der Richtung der orthotropen Theile. Die aufwärts wachsenden, dem Substrat theilweise anliegenden Thalluslappen auf der Flanke des Ziegels heben die hintere Längshälfte von dem Ziegel ab und suchen diese ebenfalls rechtwinkelig zum Licht zu stellen, während die vordere Längshälfte sich ihm dicht anschmiegt.

Diese Thatsache, dass sich gewisse Thalluslappen dem Substrat möglichst fest anschmiegen, andere sich unter derselben schiefen Beleuchtung davon abheben, giebt dem Gesammtbild einer derartigen Cultur etwas anscheinend Unregelmässiges, anfangs scheinbar Unerklärliches. Allein aus-

---

1) Frank's Angabe (l. c. p. 66), dass die Marchantien und Jungermannien sich der Oberfläche des Substrats in jeder Richtung anschmiegen, mag für andere Beleuchtungsverhältnisse zutreffen; allgemein richtig ist sie aber nicht, wie aus einer späteren Bemerkung von Frank selbst hervorgeht.

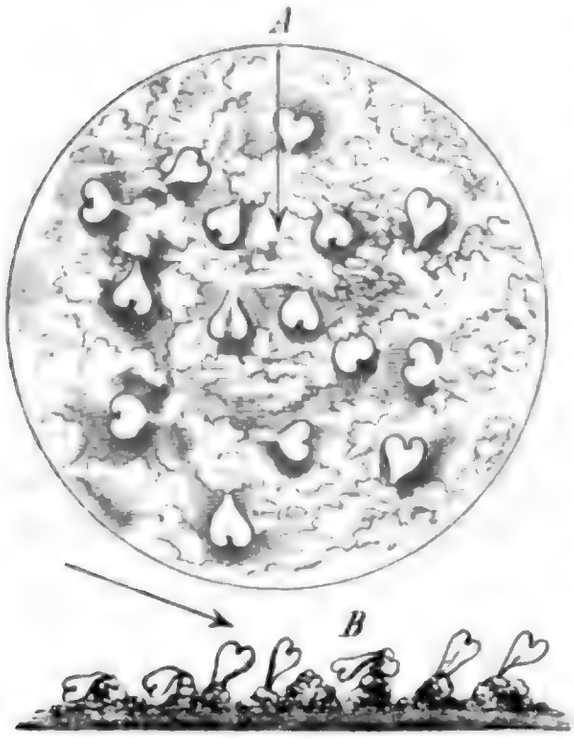
2) Ob diese ganz im Substrat verborgenen, also nicht beleuchteten Wurzeln die in der Figur angedeutete Richtung haben, ist fraglich, nur hypothetisch angenommen.

Digitized by Google

gehend von dem Satze, dass bei hinreichend heller schiefer Beleuchtung die plagiotropen Thalluslappen sich mit der Oberseite rechtwinkelig zum resultirenden Strahl zu stellen suchen, wenn sie daran nicht durch das feste Substrat gehindert werden, findet man bald, dass sich alle Sprosse so verhalten, wie es die Umstände eben gestatten. Man denke sich einen Thalluslappen von einer Nadel senkrecht durchbohrt; man stelle die Nadel schief (unter etwa 45°) auf die Vorderseite oder Oberseite des Torfziegels so, dass die Nadel den Lichtstrahl repräsentirt, und drehe nun die Nadel, auf welcher der Thallus festsitzt, um ihre Axe; dabei kommt der Lappen bald in solche Lage, dass er sich dem Substrat fest anschmiegen, bald in solche, dass er davon frei abstehen muss. Ebenso erhält man die ansprechenden Lagen, wenn man die Nadel mit dem daran befestigten Lappen neben die Flanke des Ziegels so stellt, dass sie dieser parallel und gegen den Horizont um 45° geneigt ist. Bei diesem Verfahren vertritt die Nadel gewissermassen den resultirenden Lichtstrahl, auf welchem der Thallus so lange senkrecht bleibt, als er nicht durch das Substrat gehindert wird.

Dasselbe lehren Sporenaussaaten auf rauher Erde bei schiefer Beleuchtung (Fig. 2 *A B*). Zwar stehen alle die jungen herzförmigen Pflänzchen so, dass sie ihre organische Oberseite dem Lichte nahezu rechtwinkelig zukehren, sonst aber ist ihre Lage sehr mannigfach. Die Mehrzahl steht mit der Einbuchtung schief aufwärts nach hinten (Schattenseite), andere aber kehren dieselbe seitwärts, noch andere vorwärts (nach der Lichtseite). Auch hier erhält man die allgemeine Regel, wenn man sich eines der herzförmigen Pflänzchen rechtwinkelig an eine Nadel befestigt denkt, diese in die Richtung des einfallenden Strahles stellt und um ihre eigene Axe rotirt. Das Pflänzchen nimmt so verschiedene Lagen an, bleibt aber immer rechtwinkelig zum einfallenden Licht [1].

Fig. 2.



Dem Gesagten entspricht es auch, dass, wenn der angeschmiegte Thalluslappen der Oberseite in Fig. 1 über die Kante des Ziegels hin fortwächst, er weder horizontal bleibt, noch sich mit seinem über die Kante hinausragenden Theile der verticalen Vorderseite des Ziegels abwärts an-

1) Vergl. hiermit LEITGEB, »Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht« in Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. 74. 1876.

Digitized by Google

schmiegt; beides geschieht nicht; vielmehr krümmt sich der über die Kante vorragende Theil schief abwärts, bis er ungefähr rechtwinkelig zum Licht steht; ganz entsprechend verhält sich mutatis mutandis der aufwärts wachsende Lappen auf der Vorderseite des Ziegels, wenn er über die Kante hinaufwächst; er legt sich schief über die Oberseite des Substrats, ohne ihr angeschmiegt zu sein, ungefähr rechtwinkelig zum Licht. Denkt man sich daher, unser Torfziegel wäre sehr weich und nachgiebig oder gar nicht vorhanden, so würden die beiden in Fig. 1 ihm angeschmiegten Thalluslappen sich so stellen, dass sie in die Lage der Linie $h^1 h^2$ und $t t^2$ kämen; d. h. beide Pflanzen würden dann ihrer ganzen Länge nach rechtwinkelig zum Lichtstrahl stehen. Wäre nun die Vorderseite des Ziegels nicht vertical, sondern etwa unter 45° geneigt, so würde die ganze Pflanze bei unveränderter Beleuchtung dem schiefen Substrat angeschmiegt sein, was entsprechende Culturen auch wirklich zeigen.

Bevor ich den Plagiotropismus des Thallus weiter beschreibe, möchte ich auf eine Thatsache aufmerksam machen, die anfangs überrascht, sich aber, wie ich glaube, genügend erklären lässt. Es zeigt sich nämlich bei älteren Culturen immer, dass die angeschmiegten Thalluslappen kräftiger fortwachsen, zumal länger werden, als die frei abstehenden, die übrigens anfangs auch sehr kräftig wachsen. Vom Licht oder einem Einfluss der Schwere auf das Wachsthum unmittelbar kann die Erscheinung nicht herrühren, wie die Richtungsverhältnisse sofort zeigen. Ich glaube, es liegt einfach an der Ernährung durch die Wurzeln. Die angeschmiegten Lappen senken dieselben tief in das nährende Substrat und wachsen daher auf die Dauer (wenn auch nicht anfangs) kräftiger, als die frei ragenden Lappen, deren Wurzeln nur anfangs das Substrat erreichen, später aber frei in die Luft ragen.

Betreffs der Beurtheilung der Anisotropie der Pflanzentheile können wir ausserdem aus dem bisher Gesagten eine Regel ziehen. Wächst ein Spross auf horizontalem Substrat diesem angeschmiegt mit seinem Scheitel dem schief einfallenden Lichte zu, so ist dies nicht etwa als ein Zeichen von positivem Heliotropismus zu betrachten, denn ich werde zeigen, dass die Marchantiasprosse in gewissem Sinne negativ heliotropisch sind.

§ 3. Versuch einer Erklärung des Plagiotropismus von Marchantia.

Die Thatsache, dass die Thalluslappen bei günstiger, d. h. ziemlich intensiver Beleuchtung sich dem resultirenden Lichtstrahl nahezu rechtwinkelig entgegenzustellen suchen, könnte in der That auch einen Gegner des transversalen Heliotropismus stutzig machen; die Erscheinung hat etwas ungemein Frappantes. Bei langer Beschäftigung mit unserer Pflanze macht man aber freilich Wahrnehmungen, welche jeden Gedanken an den Transversalheliotropismus vernichten müssen. Sinkt z. B. die Lichtstärke auf

Digitized by Google

eine gewisse Tiefe herab, so stellen sich die aufragenden Sprosse auf der Oberseite des Torfziegels im Kasten nicht mehr schief, d. h. rechtwinkelig zum einfallenden Licht, sondern sie werden senkrecht, dabei auf der Oberseite etwas concav. Dies geschieht bei einer Lichtintensität, welche zur Ernährung noch ausreicht, und wobei kein Zeichen von Etiolement eintritt. Sinkt die Lichtstärke noch tiefer hinab, so werden die sonst 10—20 mm breiten Thalluslappen an den weiter wachsenden Theilen sehr schmal, 2—3 mm breit und diese schmalen Theile, die aber noch satt grün gefärbt sind, krümmen sich nunmehr dem schief einfallenden schwachen Lichte so entgegen, wie es sonst die orthotropen Fruchtträger thun, sie verhalten sich wie gewöhnliche positiv heliotropische Pflanzentheile. Dass vollständig étiolirte, im Finstern erwachsene Marchantiasprosse ebenfalls schmal und rinnig (nicht flach) werden, dabei vertical aufwärts gerichtet, also negativ geotropisch sind, hat schon FRANK gefunden, so wie er auch angiebt, dass diese étiolirten Sprosse einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sich verschieden verhalten, je nachdem ihre morphologische Unter- oder Oberseite beleuchtet wird; [1] im ersteren Falle wird die beleuchtete Seite concav, im anderen nicht.

Der hier nun zu machende Versuch, den Plagiotropismus der Thalluslappen von Marchantia als Resultat verschiedener äusserer Einwirkungen zu erklären, würde nur dann zu einem ganz befriedigenden Resultat führen, wenn man die einzelnen hier thätigen Kräfte nach Richtung und Intensität genau messen könnte. Die Richtung und Intensität der Schwere ist zwar in jedem Falle bekannt und direct zu verwerthen; aber die Intensität der Schwere ist nicht mit der Grösse des Geotropismus zu verwechseln; diese hängt von specifischer Empfindlichkeit des Pflanzentheils für die Gravitation ab; ebenso wie die Wahrnehmung eines Tones durch das menschliche Ohr nicht nur von der Stärke des ersteren, sondern auch von der Empfindlichkeit der Hörnerven; oder wie die photographische Wirkung nicht nur von der Intensität des Lichts, sondern auch von der Empfindlichkeit der Substanz abhängt. Mit anderen Worten, der Geotropismus wird durch die Schwere gereizt, aber die Grösse des Reizes kann je nach dem Pflanzentheil bei gleicher Schwere sehr verschieden sein. Bei der Lichtwirkung wird die Sache noch complicirter; hier ist es schon schwierig, ohne weitläufige Vorrichtungen, die ich aus guten Gründen vorerst nicht anwenden wollte, die wahre Richtung der wirkenden Lichtstrahlen zu bestimmen; zudem ist das Licht nicht, wie die Schwere, von constanter Intensität, die Thatsache, dass es sich ferner nur um Strahlen von gewisser Brechbarkeit handelt, ist ebenfalls zu beachten; viel mehr aber fällt ins Gewicht, dass die Rückenseite und die Bauchseite sich dem gleichen Licht gegenüber sehr verschieden verhalten; und endlich haben wir auch hier,

[1] Ich war leider nicht in der Lage, diesen Versuch selbst anzustellen.

Digitized by Google

geradeso wie bei dem Geotropismus, sehr sorgfältig zu unterscheiden zwischen der Intensität des wirksamen Strahls und der Grösse des Heliotropismus, welche letztere keineswegs nur von jener, sondern vorwiegend auch von der Empfindlichkeit der Pflanze abhängt. Man sieht hieraus, dass eine eigentlich messende Behandlung unseres Problems auf grosse Schwierigkeiten stösst. Hier begnüge ich mich jedoch, einige principiell und methodisch wichtige Punkte hervorzuheben, welche nur überhaupt den Plagiotropismus im Gegensatz zum Orthotropismus betreffen.

In dieser Hinsicht muss bei Marchantia und ähnlich reagirenden Pflanzen vor Allem die qualitativ ganz verschiedene Wirkung intensiven und schwachen Lichtes beachtet werden. Bei schwachem Licht bleiben die Marchantiasprossen, wie schon erwähnt, sehr schmal, ihre Dorsiventralität wird wenigstens functionell nicht ausgebildet; sie verhalten sich wie gewöhnliche orthotrope Stengel und sind positiv heliotropisch. Der Plagiotropismus ist also eine Eigenschaft nur der breiten, normalen Marchantiasprosse, bei denen auch die Dorsiventralität zu voller Ausbildung gelangt, was nur bei hinlänglich intensivem Lichte geschieht. Dieses bewirkt, dass die grüne Oberseite der Sprosse stark in die Breite wächst und zugleich dahin strebt, die Unterseite concav zu machen, wenn diese nicht durch andere Kräfte daran gehindert wird.

Dass die breiten normalen Marchantiasprosse negativ geotropisch sind, dass sie ebenso positiv heliotropisch reagiren, wenn sie von der Unterseite her beleuchtet werden, ist leicht zu constatiren. Dass aber der positive Heliotropismus gerade bei starker Beleuchtung der Oberseite breiter Sprosse nicht in Action tritt, darin liegt eigentlich das Problem, gerade so wie bei den gewöhnlichen flachen Laubblättern zumal der Dicotylen; auch diese pflegen sich bei Lichtmangel nicht flach auszubreiten, sie bleiben rinnig und faltig, bis intensives Licht das stärkere Flächenwachsthum, die Epinastie, der Oberseite hervorruft, wodurch das Blatt flach ausgebreitet wird. Noch ähnlicher sind in dieser Hinsicht dem Marchantiaspross die bandförmigen Blätter der Monocotylen und mancher Dicotylen (Tragopogon), welche bei Lichtmangel schmal und rinnig bleiben und, so lange sie dies sind, sich auch orthotrop verhalten. Marchantiasprosse und grüne Laubblätter kehren bei starker Beleuchtung ihre Oberseite dem Lichte zu und diese wird durch das Licht in ihrem Flächenwachsthum so begünstigt, dass sie die Unterseite concav zu machen strebt. Ob diese Lichtwirkung die einzige Ursache der von de Vries constatirten Epinastie der grünen Blätter ist, mag dahin gestellt bleiben; bei den Marchantiasprossen dürfte dies aber kaum zweifelhaft sein. Damit ist aber auch gesagt, was ich von dem sogenannten negativen Heliotropismus derselben halte. Soweit ich die Thatsachen gegenwärtig übersehe, ist dieser negative Heliotropismus der Marchantiasprosse und zahlreicher ähnlich reagirender Pflanzen dieselbe Erscheinung, wie die von de Vries constatirte Epinastie der Laubblätter. Ob nun aber der soge-

Digitized by Google

nannte negative Heliotropismus anderer Organe, wie der plagiotropen Sprossaxen des Epheus, der Klettersprosse von Tecoma radicans u. a. mit der Epinastie der Blattoberseiten und Marchantialappen übereinstimmt, bleibt vorerst noch fraglich und komme ich darauf weiterhin zurück. Nehmen wir noch die negativ heliotropischen Ranken von Vitis und Ampelopsis, die Wurzeln von Chlorophytum, Monstera [1]), Philodendron, Vanda u. a. hinzu, so haben wir eine Reihe von Erscheinungen, die bisher als negativer Heliotropismus bezeichnet worden sind, die sich aber untereinander, wie es scheint, nicht ganz gleichartig verhalten und von denen man nicht so ohne Weiteres sagen kann, dass sie einfach das Gegentheil des positiven Heliotropismus sind in dem Sinne, wie der negative Geotropismus einfach das Gegentheil des positiven Geotropismus ist. Der positive Heliotropismus ist bei starker und schwächster Beleuchtung vorhanden; positiv heliotropische Organe reagiren auf das Licht sofort, nach sehr kurz dauernder Beleuchtung und die Lichtwirkung bezieht sich ausschliesslich auf das Längenwachsthum des Organs; manche der sogenannten negativ heliotropischen Organe (Marchantia-, Tropaeolumsprosse) bedürfen dagegen eines ziemlich intensiven Lichtes und einer sehr langen Dauer der Einwirkung, um die Krümmung zu zeigen.

Ich erwähne diese Dinge hier, um zu zeigen, dass der Begriff des negativen Heliotropismus einer wissenschaftlichen Reinigung bedarf und dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sehr fraglich ist, ob man die breiten normalen Marchantiasprosse negativ heliotropisch nennen darf. Jedenfalls sind sie in diesem Falle nur dann negativ heliotropisch, wenn starkes Licht die Oberseite trifft; die Unterseite ist selbst für schwaches Licht positiv heliotropisch und Marchantiasprosse, welche überhaupt bei schwachem Licht erwachsen sind, sind allseitig positiv heliotropisch, gerade so, wie die weiterhin zu beschreibenden Laubsprossaxen von Tropaeolum. Soll also mit dem Ausdruck negativer Heliotropismus ein bestimmter Sinn verbunden werden, so ist es vielleicht besser, die durch das intensivere Licht bewirkte stärkere Ausdehnung der Oberseite von Marchantia und ähnlichen Flachssprossen davon auszuschliessen, bis weitere Untersuchungen über den negativen Heliotropismus zu tieferer Einsicht und richtiger Begriffsabgrenzung führen; es würde doch sehr sonderbar klingen, zu sagen: die Marchantiasprosse (und zwar nur die normalen breiten) sind auf der Oberseite negativ, auf der Unterseite positiv heliotropisch. Um nicht abermals ein neues Wort einzuführen, will ich das durch stärkeres Licht verursachte Ausbreitungsstreben der Oberseite von Marchantia als einen besonderen Fall von Epinastie bezeichnen, die hier nachweislich eine Lichtwirkung ist.

Nach dieser vorläufigen Verständigung können wir nunmehr den Pla-

---

1) Vergl. Müller (Thurgau) in Flora 1876. p. 92 u. 95.

Digitized by Google

giotropismus der Marchantiasprosse als eine aus dem Geotropismus, dem positiven Heliotropismus (der Unterseite) und der Epinastie der Oberseite (Lichtseite) resultirende Richtung bezeichnen. Jede dieser Kräfte wird nun aber mit verschiedener Energie einwirken, je nach der Richtung, in welcher das Licht den Thallus trifft, und nach der Intensität des Lichts (die der Schwere bleibt ja constant); das Zusammenwirken derselben wird demnach je nach Umständen verschiedene Richtungen der Sprosse, horizontale, schiefe, verticale hervorrufen, wie dies in der That beobachtet wird.

Da aber, wie oben erwähnt, eine eigentliche Messung dieser Kräfte, ja sogar eine genaue Bestimmung der Richtung des wirksamen Lichts einstweilen ausgeschlossen ist, so können wir uns nur im Allgemeinen darüber orientiren, was unter gewissen Voraussetzungen eintreten muss. Hierbei kommt man zu dem Ergebniss, dass man aus der Ruhelage eines plagiotropen Sprosses die Grösse der Epinastie im Verhältniss zu der des Geotropismus bis zu einem gewissen Grade beurtheilen kann.

Zum Verständniss des Folgenden möchte ich nur noch die Bemerkung vorausschicken, dass Epinastie, Heliotropismus und Geotropismus nur so lange an einem wachsenden Pflanzentheil Krümmungen bewirken, als ein Gleichgewichtszustand nicht erreicht ist; ist dieser jedoch einmal erreicht, so wächst das Organ in der Gleichgewichtslage gerade, ohne weitere Krümmung fort, obgleich die betreffenden Kräfte auch jetzt noch thätig sind. Ein gewöhnlicher orthotroper Stengel, z. B. wenn er schief beleuchtet wird, krümmt sich an der wachsenden Stelle nach Massgabe seines Heliotropismus und Geotropismus, in Folge dieser Krümmung kommt aber das fortwachsende Ende in eine Lage, welche dem Gleichgewicht von Heliotropismus und Geotropismus entspricht, und nun wächst der jüngere Theil des Stengels in dieser schiefen Richtung gerade aus weiter.

Um dieses Verhalten eines Sprosses unter dem gleichzeitigen Einfluss des Lichts und der Schwere überhaupt näher erläutern und speciell die Gleichgewichtslage eines plagiotropen Marchantiasprosses genauer beurtheilen zu können, ist es jedoch nöthig, uns zuvor über einige Hilfsbegriffe zu verständigen.

Bezeichnen wir mit dem Worte »specifischer Geotropismus« nicht eine zufällig durch die Schwerkraft entstandene Aufwärtskrümmung eines geotropischen Sprosses, sondern die innere Eigenschaft des Letzteren, vermöge welcher er unter dem Einfluss der Schwerkraft bei horizontaler Lage in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt; so wird diese Krümmung in der Zeiteinheit eine geringere sein, wenn der Spross nicht mehr horizontal liegt, also seine Längsaxe [1]) nicht mehr einen rechten Winkel

---

1) Bei den plagiotropen Marchantiasprossen scheint sich der Querschnitt ähnlich wie die Längsaxe zu verhalten, wie aus der Gleichgewichtsrichtung der von den Flanken der Torfziegel wachsenden Exemplare hervorgeht (Holzschnitt Fig. 1). Wo oben im

Digitized by Google

mit der Richtung der Schwerkraft, sondern einen schiefen Winkel γ bildet. Denn, da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsaxe des Sprosses einen Winkel bildet und, wie die Erfahrung lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen, um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, dass es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Componente der Schwere ist, welche hier als wirksam in Betracht kommt. Bei schiefer Stellung wird also nicht die dem oben definirten specifischen Geotropismus entsprechende Krümmung in der Zeiteinheit hervorgerufen, sondern eine Krümmung, welche dem durch $G \sin \gamma$ (Taf. VI, Fig. 12) ausgedrückten Theil der Schwerkraft entspricht. Wird $\sin \gamma = 0$, d. h. wird die Richtung des Sprosses vertical, so wird auch der Werth $\gamma = 0$ und die krümmende Wirkung hört, wie die Erfahrung zeigt, ebenfalls auf; wird $\sin \gamma$ sehr klein, so wird auch die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit eine sehr kleine, zuletzt kaum merkliche sein. Diese Ueberlegung findet ihre Bestätigung in der Thatsache, dass Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln u. dgl., wenn man ihnen eine Neigung von 8—10° gegen die Verticale giebt, nur äusserst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um 80—90° abwärts krümmen; dieselbe Folgerung habe ich schon früher aus der Form des gekrümmten Theils einer horizontal gelegten Wurzel gezogen (diese »Arbeiten« Bd. I. p. 454), und zu ähnlichem Resultat führt auch das Studium der Krümmungen, welche negativ geotropische Stämme zeigen (Flora 1873, p. 325); damit ist jedoch nicht gesagt, dass die krümmende Wirkung an einem gegebenen geotropischen Organe einfach proportional sei dem Werth $G \sin \gamma$; vielmehr könnte die krümmende Wirkung rascher oder langsamer abnehmen als dieser Werth. Zu einer solchen Annahme verleitet die Thatsache, dass manche Organe, obgleich allseitig geotropisch und nur dem Geotropismus unterliegend, doch niemals vertical werden; so verhalten sich, wie ich (Bd. I. p. 617 ff.) zeigte, die Nebenwurzeln erster Ordnung und, wie ich weiter unten zeigen werde, auch die plagiotropen Epheusprosse. In diesen Fällen bewirkt der Geotropismus, obgleich keine andere äussere Kraft entgegenwirkt, nur eine schiefe Auf- oder Abwärts-Richtung, so dass also die krümmende Wirkung nicht erst mit dem Neigungswinkel 0, sondern mit einem Neigungswinkel γ von beträchtlicher Grösse (20° — 60°) aufhört. Ich suchte mir schon bei meiner Arbeit über die Nebenwurzeln dieses Verhalten aus der Annahme zu erklären, dass die krümmende Wirkung rascher abnimmt als der Neigungswinkel und dass jene bereits unmerklich wird, wenn dieser noch eine beträchtliche Grösse besitzt, die ich als den geotro-

---

Text »Längsaxe« gesagt ist, kann betreffs der flachen Sprosse und Blätter wohl einfach »Fläche« gesetzt werden.

Digitized by Google

pischen Grenzwinkel bezeichnete. Es wird speciellen Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese Frage für Organe verschiedener Art zu beantworten, um auf diese Weise einen tieferen Einblick in die Natur des Geotropismus zu gewinnen.

Aehnliche Erwägungen sind über den Heliotropismus zu machen, wobei ich einstweilen jede krümmende Lichtwirkung mit diesem Worte bezeichnen will, sei es der gewöhnliche positive oder negative Heliotropismus oder die durch starkes Licht hervorgerufene Epinastie. Auch hier verstehe ich unter »specifischem Heliotropismus« zunächst diejenige innere Eigenschaft eines Organs, vermöge welcher dasselbe von dem rechtwinkelig einfallenden Licht in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt. Jedoch ist hier, was bei der Schwerkraft nicht nöthig war, sogleich die Intensität des rechtwinkelig einfallenden Lichts selbst näher zu bestimmen, da dieselbe in weiten Grenzen wechseln kann. Halten wir uns aber der Einfachheit wegen zunächst an eine beliebige und constant gedachte Lichtintensität, etwa die des Tageslichts an heiteren Sommertagen. Da auch das Licht nur insofern krümmend auf die Organe einwirkt, als die Längsaxe derselben mit der Richtung des Strahles einen Winkel bildet, so wird man auch hier sagen dürfen, dass nur die auf der Organaxe (resp. Organfläche) rechtwinkelige Componente des Strahls als krümmende Kraft in Betracht kommt; ist also der Einfallswinkel des Strahles λ, so wird, wenn H die Lichtintensität bezeichnet, die krümmende Wirkung allgemein von dem Werthe $H \sin \lambda$ abhängen; ob eine einfache Proportionalität zwischen der Krümmung und diesem Werthe besteht, ist aber ebenso fraglich und weiter zu untersuchen, wie vorhin bei dem Geotropismus.

Kommt es nun, nach diesen Erwägungen, darauf an, die Wachsthumsrichtung eines plagiotropen Marchantiasprosses bei gegebener Lichtintensität, wie sie etwa bei meinen Culturen im Sommer herrschte, zu beurtheilen, so ist zunächst zu beachten, dass hier die durch das Licht bewirkte Krümmung der durch die Schwere bewirkten der Richtung nach entgegengesetzt ist; das Licht bewirkt, sowohl wenn es die Unterseite trifft, wie wenn es die Oberseite epinastisch macht, eine Convexkrümmung der Oberseite, die Schwere strebt, diese Oberseite concav zu machen. Wächst nun der Spross ohne eine Krümmung gerade aus, so bedeutet das, dass die geotropische Aufwärtskrümmung von der durch Licht veranlassten Abwärtskrümmung gerade ausgeglichen wird. Dies geschah aber bei der in meinen Culturen herrschenden Beleuchtung dann, wenn die Sprosse eine bestimmte Neigung gegen die Richtung der Schwere und des Lichtes gewonnen hatten. Ich will, um zu einem bestimmten Ausdruck zu gelangen, nur hypothetisch annehmen, die Richtung des Lichts sei um 45° gegen den Horizont geneigt und die Sprosse in ihrer Gleichgewichtslage rechtwinkelig dazu gewesen, so dass sie also auch gegen die Richtung der Schwere unter 45° geneigt waren, und es sei diese Neigung der Sprossaxe in Fig. 11 Taf. VI durch

Digitized by Google

die Linie *A B* angedeutet, während die Linie *H* die Richtung und Intensität des Lichts, *G* die Richtung und Intensität der Schwere anzeigt. In diesem Falle würden wir also sagen können, der Marchantiaspross wuchs bei diesen Culturen gerade aus, d. h. der specifische Heliotropismus und specifische Geotropismus hielten einander das Gleichgewicht, als die krümmende Wirkung des rechtwinkelig auffallenden Lichtes *H* der krümmenden Wirkung der Schwere *G* sin 45° entgegenstand.

Bei geringerer Lichtintensität im Herbst erhoben sich die Sprosse und wurden mehr senkrecht, wie *A B* in Fig. 12, Taf. VI; als sie diese Neigung erreicht hatten, wuchsen sie gerade fort, befanden sich also wieder in einer Gleichgewichtslage zwischen Geotropismus und Heliotropismus, und zwar war nunmehr die durch H' sin λ hervorgebrachte Lichtwirkung ebenso gross wie die durch *G* sin γ bewirkte geotropische Krümmung.

Unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen nahmen plagiotrope Epheusprosse (s. unten § 7) die horizontale Gleichgewichtslage *A B* in Fig. 10, Taf. VI an; in diesem Falle hielt also die durch *H* sin 45° hervorgerufene negative heliotropische Krümmung der durch *G* hervorgerufenen geotropischen Krümmung gerade das Gleichgewicht.

Bedeutet also *A B* in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses und *A B* in Fig. 10 die eines Epheusprosses bei gleicher Beleuchtung, so zeigt sich, dass jener sich rechtwinkelig zum Licht, dieser sich rechtwinkelig zur Schwere gestellt hat, dass also der specifische Geotropismus des Epheus zum specifischen Heliotropismus in einem anderen Verhältniss steht als bei der Marchantia. Zugleich leuchtet ein, dass, wenn *AB* in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses bei meinen Culturen war und man einem solchen künstlich die Richtung *A B* Fig. 12 gegeben hätte, so hätte er sich so lange zurück krümmen müssen, bis er wieder die Lage *A B* in Fig. 11 erreicht hätte, und dann wäre er wieder gerade fort gewachsen.

Diese Betrachtungen sollen nicht mehr beanspruchen, als sie werth sind; sie sollen nur zeigen, dass die Gleichgewichtslage eines Sprosses als Mittel benutzt werden könnte, das Grössenverhältniss der Krümmung durch den specifischen Geotropismus zu dem durch den specifischen Heliotropismus eines Organs experimentell aufzusuchen, wenn es gelingt, Intensität und Richtung des Lichtstrahls hinreichend genau zu messen. Dass dieses Verhältniss auch zwischen positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus ein sehr variables ist, lehrt schon die alltägliche Beobachtung, insofern verschiedenartige Pflanzen, neben einander an demselben Fenster wachsend, sehr verschiedene Neigung zum Horizont annehmen, und wurde bereits durch H. Müller (Thurgau) [1]) auf andere Art für einige Pflanzen constatirt. Es ist ja ebenso denkbar, dass eine Pflanze stärker auf Licht,

1) Müller in Flora 1876. p. 94.

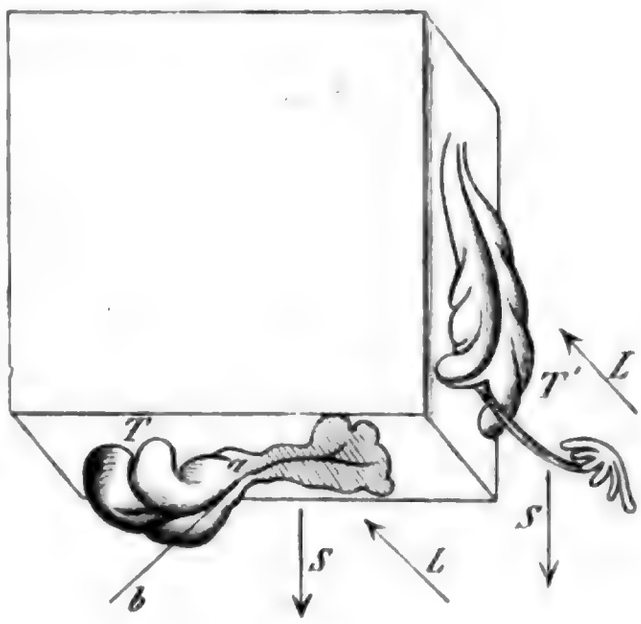
Digitized by Google

eine andere stärker auf die Einwirkung der Schwere reagirt, wie dass ein Thier ein besseres Auge, ein anderes einen feineren Tastsinn hat. Im Grunde sind Geotropismus und Heliotropismus einer Pflanze als verschiedene Qualitäten unter sich incommensurabel; nur insofern ihre Reaction nach aussen sich in Krümmungen geltend macht, sind ihre Wirkungen quantitativ vergleichbar.

Ich lasse nun noch einige mit Marchantia angestellte Versuche folgen, die geeignet sein dürften, das Zusammenwirken ihrer eigenthümlich complicirten Lichtempfindlichkeit mit ihrem Geotropismus im Sinne obiger Betrachtungen weiter zu erläutern.

Beleuchtung schief von unten. Ein Torfziegel, auf welchem in gewöhnlicher Weise Marchantien bei einseitig schiefer Beleuchtung bereits bis zur Bildung von halbwüchsigen Fruchtständen erwachsen waren, wurde mit der bisherigen Oberseite abwärts gekehrt und auf ein 20 cm hohes Drahtgestell gelegt, so dass die bisherige Vorderseite wieder nach vorn (dem Fenster zu) gekehrt war, wobei aber die Pflanzen auf jener ihre Oberseite abwärts kehrten. Unter dem Gestell lag horizontal ein grosser Spiegel und über dasselbe wurde ein Zinkkasten gestellt; die dem Fenster zugekehrte Seite des Kastens war an der oberen Hälfte ebenfalls mit Zink verschlossen, die untere Hälfte aber durchsichtig, um das vom offenen Fenster her schief auf den Spiegel einfallende und hier reflectirte Licht schief aufwärts so eintreten zu lassen, dass es die beiden mit Pflanzen besetzten Seiten des Torfziegels schief von unten traf. Während also die Pflanzen ihre organische Oberseite der Erde schief zukehrten, wurden sie auch in dieser Stellung von dem aufwärts gespiegelten Licht so getroffen, dass es, wie früher das directe Licht, ihre Oberfläche fast rechtwinkelig traf. Schon nach zwei Tagen hatten die Thalluslappen ihre flache Form verloren; ihre Oberseite war convex geworden und zwar so, dass die Vorder- und Seitenränder jedes Lappens (Fig. 3) wie Hutkrämpen aufgekrümmt waren; eine Form, welche sie auch 14 Tage später mehr ausgeprägt beibehielten. Diese Krümmung der wachsenden Thallustheile entspricht den oben gemachten Voraussetzungen; sie ist offenbar bewirkt durch den negativen Geotropismus, der die abwärts gekehrte Oberseite convex machte, wobei er in diesem Falle noch durch die Lichtwirkung

Fig. 3.



Digitized by Google

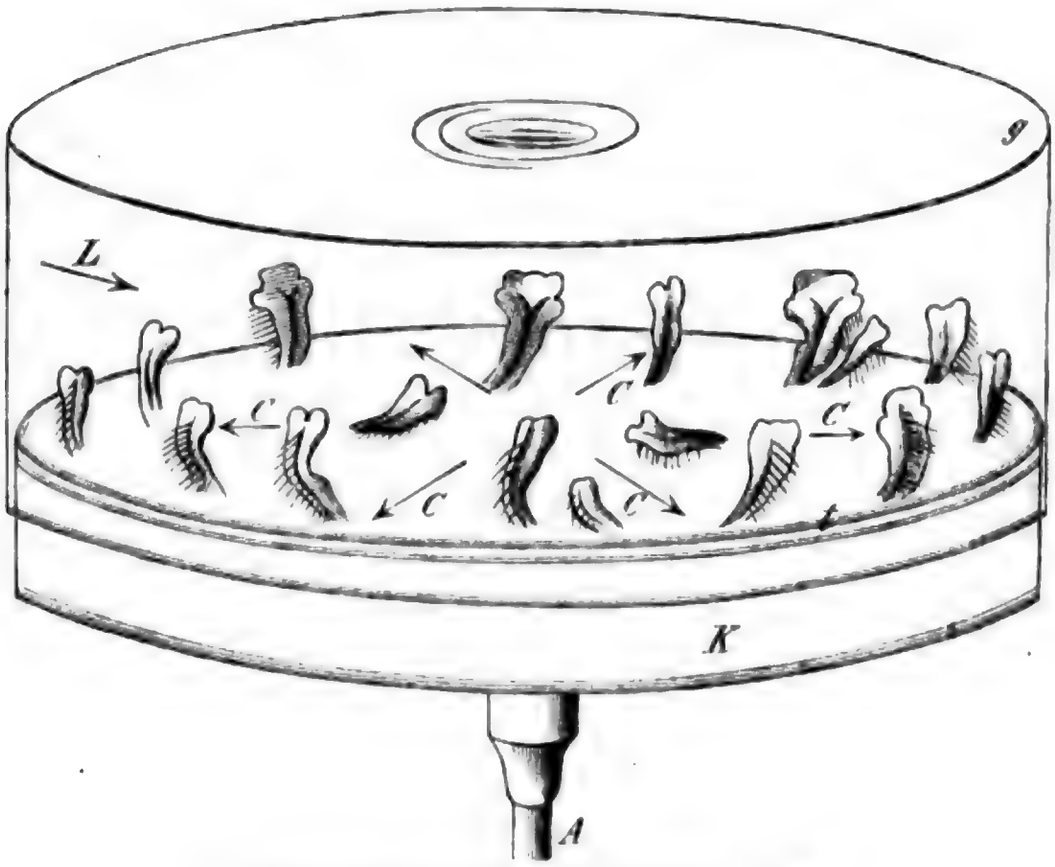
(Epinastie) unterstützt wurde, während dieser sonst dem Geotropismus entgegenwirkt.

Ein entsprechendes Resultat ergab ein anderer Versuch mit derselben Einrichtung, wo aber der benutzte Torfziegel erst mit Brutknospen besäet wurde. Aus diesen entwickelten sich auf den beiden beleuchteten Seiten (unten und vorn) in 3 Wochen zahlreiche Pflanzen; die der senkrechten Vorderseite sowohl wie der horizontalen Unterseite kehrten ihre Wurzelseite dem Substrat, die Rückenfläche dem reflectirten Lichte zu. Dabei waren auf der verticalen Vorderfläche des Ziegels alle Scheitelausbuchtungen abwärts, auf der horizontalen Unterseite dagegen rückwärts (vom Fenster weg) gekehrt. Die Pflanzen der Vorderseite waren dem Substrat ganz dicht angeschmiegt, die der Unterseite thaten dies weniger, wohl in Folge der geotropischen Aufwärtskrümmung ihrer Ränder.

Wirkung der Centrifugalkraft.

Eine mit Brutknospen besäete Torfscheibe wurde im Recipienten des Laufwerks horizontal befestigt. Die Entwicklung der Sprosse aus den Brut-

Fig. 4.



Einrichtung siehe Arbeiten d. bot. Instituts I. p. 607.

knospen fand unter beständiger rascher Rotation statt, welche am Umfang der Torfscheibe eine Beschleunigung der Fliehkraft lieferte, die ungefähr = 3,5 g war. Die Beleuchtung war leider nicht so kräftig, wie ich ge-

Digitized by Google

wünscht hätte, da durch die fixirte Stellung des Laufwerkes der Recipient etwa 2 m vom nächsten Südfenster entfernt war. Doch war das betreffende Zimmer ausserdem noch von zwei andern Fenstern (Süd und Ost) erhellt und zudem wurde durch einen grossen Spiegel das Südlicht noch auf den Recipienten reflectirt. Um den beständig im Recipienten eingeschlossenen Pflänzchen CO_2 zuzuführen, wurde ab und zu eine abgeschnittene Blüthe hineingelegt, deren CO_2-Entwicklung jedenfalls hinreicht.

Der Erfolg des Versuchs war ein durchschlagender. Von ihrer ersten Entwicklung an richteten sich die der Peripherie näheren Pflänzchen vertical auf und behielten während der ganzen Dauer von drei Wochen, wo sie etwa 1 cm hoch und 2—5 mm breit wurden, diese Stellung, indem sie zugleich alle ihre grüne Oberseite dem Rotationscentrum, ihre farblose Wurzelseite der Peripherie zukehrten. Nur gegen die Mitte der Scheibe hin legten sich einige der Pflanzen schief oder horizontal, die Wurzelseite abwärts, einige mit der Scheitelbucht auswärts, andere einwärts oder sonst wie gerichtet. Die etwas zu geringe Beleuchtung bewirkte, dass die Pflänzchen weniger breit wurden, die gleich anfangs eintretende Aufrichtung ihrerseits bewirkte, dass die Wurzeln nur zum kleinsten Theile in das Substrat eindrangen, die Ernährung also eine unvollkommene war. Aus dieser Ursache wuchsen die Pflanzen nicht so kräftig, wie sie es sonst bei den Culturen thaten; doch hatten sie ein sehr gesundes Aussehen.

Zieht man nun die Längsaxe der Pflanzen in Betracht, so standen sie also unter dem gleichzeitigen Einfluss der Centrifugalkraft und der allseitigen Beleuchtung vertical, ein gewöhnlicher orthotroper Stengel oder eine Hauptwurzel würde sich aber unter diesen Umständen fast horizontal gelegt haben. So giebt sich also der Plagiotropismus des Marchantienthallus unter diesen Umständen gerade durch verticale Stellung der Längsaxe zu erkennen.

Betreffs der weiteren Erklärung müssen wir jedoch noch etwas näher auf die hier wirkenden Kräfte eingehen. Das Licht fiel von den Fenstern und vom Spiegel her sehr schief in den Recipienten. Bei der raschen Drehung (3—4 Rotationen in der Sec.) wurde jede Brutknospe und später jeder Spross in je 1 Secunde also 3—4 Mal von allen Seiten her beleuchtet, was (mit Rücksicht auf die heliotropische Nachwirkung) auf die Pflanzen so einwirkt, als ob sie allseitig gleich beleuchtet wären. Dies würde bei einem orthotropen Stengel (von der Centrifugalkraft abgesehen) geraden Wuchs, d. h. Ausschluss jeder heliotropen Krümmung bewirken. Bei einem Thalluslappen von Marchantia aber bewirkt diese allseitig gleiche Beleuchtung im Gegentheil Krümmung, und zwar concav auf der Wurzelseite; indem das Licht die grüne Seite convex, die Wurzelseite concav zu machen sucht, muss diese nothwendig concav werden. Ohne die Einwirkung der Centrifugalkraft hätten also die Sprosse im Recipienten alle auf der nach

Digitized by Google

aussen gerichteten Wurzelseite concav werden müssen, so dass ihre Scheitelbucht auswärts gerichtet wäre. Dass dies nun nicht geschieht, ist offenbar, die Wirkung der Centrifugalkraft, die also dahin wirken muss, die Sprosse auf der Aussenseite convex zu machen, d. h. die Sprosse müssen sich gegen Centrifugalwirkung so verhalten, wie gewöhnliche Keimstengel, und diese Folgerung aus dem Versuch ist richtig, denn sie verhalten sich auch der Schwere gegenüber negativ geotropisch. Es ist aber zu beachten, dass die Centrifugalkraft, welche 3,5 Mal die Schwere übertraf, gerade hinreichte, die Krümmung zu verhindern, welche durch die auf Unter- und Oberseite gleichsinnig wirkende Beleuchtung hervorgerufen war.

Man kann sich das Verhalten der Marchantia im Rotationsapparat auch so klar machen. Denkt man sich aus einem Marchantiathallus ein sehr kleines Stückchen, etwa 0,1 mm breit quer herausgeschnitten, so etwa, dass dieses Stückchen auf der Oberseite eine Luftlücke mit grünen Zellen, auf der Unterseite einen Wurzelschlauch besitzt. Ein solch kleines Stück gleicht dann einer orthotropen Pflanze, der grüne Obertheil dem Stengel, der untere Wurzeltheil der Hauptwurzel derselben. Nun denken wir uns dieses kleine Stückchen lebensfähig und im rotirenden Recipienten in geeigneter Weise befestigt. Alsdann würde sich das Thallusstückchen mit der Wurzel nach der Peripherie, mit dem grünen Gewebetheil nach dem Centrum hinwenden, sich also ganz so verhalten wie eine kleine phanerogame Keimpflanze. Diese Vorstellungsweise ist übrigens zur Orientirung über das Verhalten streng dorsiventraler Pflanzentheile mit sehr verschiedener Rücken- und Bauchseite überall anwendbar.

Leider musste ich es bei diesem einen Versuch mit dem Rotationsapparat bewenden lassen, da die Jahreszeit zu weit vorgerückt war.

§ 4. Beziehungen zwischen Bilateralität und Plagiotropismus.

Der Plagiotropismus des Marchantienthallus lässt sich, wie wir gesehen haben, auf das Zusammenwirken solcher Kräfte zurückführen, welche auch die Richtung der orthotropen Organe bestimmen; zumal sind wir nicht genöthigt, transversalen Heliotropismus und Geotropismus zu diesem Zwecke vorauszusetzen.

Wie geht es nun aber zu, dass dieselben Kräfte, welche den Fruchtträger vertical aufrichten, den Thallus horizontal legen, welche jenem eine schief aufrechte Stellung geben, diesen ebenfalls schief richten, aber so, dass er mit jenem einen nahezu rechten Winkel bildet? Denn die Lage der verschiedenen Theile zum Horizont mag sein, welche sie will, die gegenseitige Lage, der Winkel, den die orthotropen und plagiotropen Theile unter sich bilden, bleibt immer nahezu derselbe, so lange die Pflanze sich in sonst günstigen Bedingungen befindet, zumal solange sie nicht étiolirt.

Digitized by Google

Die Lösung des Problems liegt in der verschiedenen Form der orthotropen und plagiotropen Theile oder, besser gesagt, in dem Umstand, dass jene auf allen Seiten der Längsaxe für äussere krümmende Einflüsse in gleicher Art und Stärke reactionsfähig sind, während die plagiotropen dorsiventral sind, d. h. auf der einen Seite anders als auf der andern gegen gleiche Einflüsse reagiren können.

Ob der Marchantiathallus in verschiedenem Grade geotropisch reagirt, wenn er die Unterseite oder die Oberseite der Erde zukehrt, weiss ich nicht. Dass er aber dem Licht gegenüber ganz verschieden reagirt, je nachdem dieses die Ober- oder die Unterseite trifft, wurde oben gezeigt.

Ist nun diese Ueberlegung richtig, so kommt man zu einer ebenso naheliegenden wie merkwürdigen Folgerung.

Denken wir uns einen Thalluslappen der Längsaxe parallel zusammengerollt, so dass er eine hohle Röhre bildet, gleichgiltig ob dabei die Unterseite aussen oder innen zu liegen kommt; so muss ein solches Rohr nicht mehr plagiotrop, sondern orthotrop sein, es muss sich unter dem Einfluss des Lichts und der Schwere verhalten wie ein aufrechter Stengel oder wie ein Fruchtträger von Marchantia. Die logische Richtigkeit dieser Behauptung, zu der ich auf rein theoretischem Wege gelangt bin, liegt auf der Hand. Wenn ein Thalluslappen deshalb plagiotrop ist, weil er auf den beiden Seiten verschieden vom Licht afficirt wird, so wird ein völlig eingerollter Thallus nicht plagiotrop sein können, weil er der allseitig gleichen Beleuchtung überhaupt nur eine Seite, die Aussenseite der Rolle darbietet; es ist dabei gleichgiltig, ob die Unterseite oder Oberseite aussen liegt, auch gleichgiltig, ob die Rolle conisch oder cylindrisch wäre. Eine solche Rolle bietet der Schwere wie dem Licht allseitig gleiche Empfänglichkeit dar und wird also eine Gleichgewichtslage annehmen, sobald sie vertical oder so steht, dass das die Oberfläche treffende (heliotropisch wirksame) Licht auf allen Seiten gleich stark ist. Wäre das einfallende Licht vertical oder allseitig horizontal, so müsste die Rolle in Folge des Heliotropismus und Geotropismus in der verticalen Lage zur Ruhe kommen.

Natürlich muss der Versuch oder die Beobachtung entscheiden. Einen Marchantiathallus in geeigneter Weise zu rollen, ist mir freilich nicht gelungen. Aber die dünnen Stiele der Fruchtträger von Marchantia sind ja annähernd etwas Aehnliches, wie ein zusammengerollter Thallus: freilich so, dass dabei noch deutlich die eine Längshälfte als Unterseite, die andere als Oberseite erscheint; trotz dieser blossen Annäherung an unsere theoretische Forderung sind sie entschieden orthotrop. Vielleicht dürfen wir die Brutkörbchen als eine vollständigere Annäherung betrachten, wenn wir, was sehr wahrscheinlich ist, ihre Innenseite und Aussenseite mit verschiedener Reactionsfähigkeit begabt denken. Was ich bei Marchantia vergeblich suchte, fand ich bei einer ganz anderen Pflanze, deren Thallus in seinem plagiotropischen Verhalten sonst genau mit jener übereinstimmt. Der

Digitized by Google

Thallus von Peltigera canina ist auf ebenem, horizontalem oder schiefem Waldboden der Unterlage fest angedrückt; an steilen Wänden von Hohlwegen dagegen sind nur die aufsteigenden Lappen angedrückt, die absteigenden dagegen lösen sich vom Substrat ab und stehen, je nach der Beleuchtung, schief abwärts oder selbst horizontal frei in die Luft hinaus, ganz wie die Sprosse von Marchantia Fig. 1.

Ich habe nach Beobachtung sehr zahlreicher kräftig wachsender Exemplare dieser Flechte in den Wäldern der Röhn keinen Zweifel, dass sich der Thallus ganz ebenso verhält wie der von Marchantia. Nun zeigt sich aber, dass die Apothecien am Rande des Thallus von aufrechten Trägern emporgehoben werden (Fig. 5), die weiter nichts sind, als verlängerte Thalluslappen, welche parallel ihrer Längsaxe eingerollt sind, wobei die grünliche Oberfläche nach aussen gekehrt ist. Hier ist also die oben gestellte Forderung von der Natur selbst auf das Vollständigste erfüllt. In gewissem Sinne das entgegengesetzte Verhalten, wie bei Peltigera canina, findet man bei Cetraria islandica. Der aufrechte, strauchförmig verzweigte Thallus dieser Flechte ist bekanntlich eine dünne bandförmige Lamelle, deren Ober- und Unterseite äusserlich und anatomisch nur wenig verschieden sind, aber doch an ihrer verschiedenen Färbung und am Plagiotropismus der flach ausgebreiteten, schiefen oder horizontalen Endlappen die dorsiventrale Bilateralität erkennen lassen. Dass die Hauptsprosse trotzdem aufrecht wachsen, verdanken sie offenbar der Einrollung parallel der Längsaxe. Der Gegensatz zu Peltigera liegt aber darin, dass hier bei der Einrollung die Unterseite des Thallus nach aussen zu liegen kommt, was deutlich zeigt, dass es sich eben nur um die Einrollung und nicht darum handelt, welche Seite aussen oder innen zu liegen kommt; in beiden Fällen wird das plagiotrop-dorsiventrale Gebilde orthotrop.

Fig. 5.

A Ein Apothecium *a* von Peltigera canina, auf dem gerollten Träger *r*, der aus dem flachen Thallus *t* entspringt; *B* Querschnitt von *Ar*.

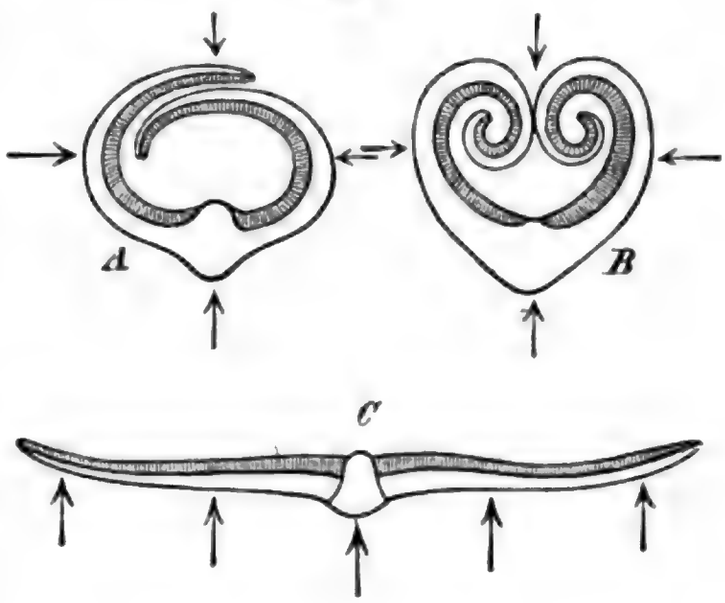
Bei Cladonia pyxidata verhält sich der eigentliche flache Thallus genau wie der von Marchantia; an senkrechten Erdabhängen wachsend steht er von der Unterlage frei, fast horizontal ab. Die auf den Thallusschuppen stehenden, einem hohen Champagnerglas ähnlichen Becher (Podetien), die in mancher Hinsicht mit den Brutknospenkörbchen der Marchantien übereinstimmen, sind dagegen, wie diese, streng orthotrop; sie suchen sich, wie auch die Thallusschuppen stehen mögen, vertical zu stellen, wobei deutlich hervortritt, dass sie mehr vom Geotropismus, als vom Heliotropismus afficirt werden, denn auch bei einseitiger Beleuchtung an fast senkrechten Abhängen wachsen sie fast vertical empor. Wenn nun auch die Cladoniabecher nicht wie die Träger der Peltigeraapothecien durch blosse

Digitized by Google

Einrollung des bilateralen plagiotropen Thallus entstehen, sondern aus diesem als geschlossene Röhren hervorwachsen, so kann doch die Wand einer solchen Röhre anatomisch als ein zusammengerollter Thallus angesehen werden, dessen Wurzelseite nach innen gekehrt ist.

Dass dorsiventrale und deshalb plagiotrope Gebilde durch blosse Zusammenrollung im morphologischen Sinne radiär und deshalb orthotrop werden, dafür liefern auch die Blätter der Phanerogamen zahlreiche Beispiele. Zunächst sind alle becherförmigen Blätter der Saracenien, die Schläuche der Cephalotus und Nepenthes orthotrop; sie lassen sich in ihrem Verhältniss zum flachen bilateralen Blatt dieser Pflanzen mit den Cladoniabechern im Verhältniss zu deren Thallus sehr wohl vergleichen. Noch viel auffallender aber bestätigt sich die oben gezogene Folgerung, wenn wir den Jugendzustand vieler Blätter beachten. Es giebt bei den Phanerogamen Blätter, welche schon in sehr früher Jugend, wenn sie kaum den 100. Theil ihrer definitiven Grösse erreicht haben, ihre kleine Lamina ganz flach ausbreiten; so ist es z. B. bei Idesia polycarpa und ebenso bei Tropaeolum; in minderem Grade, wenn auch noch immer deutlich, zeigt sich dasselbe bei den Cucurbitaceen. In diesen Fällen ist die Lamina schon frühzeitig plagiotrop, wie es alle flachen, dorsiventralen Blätter sind. Dagegen giebt es andere Phanerogamen, deren Blätter bis zu der Zeit, wo sie fast ihre definitive Grösse erreicht haben, ihrer Längsaxe parallel zusammengerollt bleiben (Fig. 6), entweder so, dass die ganze Lamina gleichsinnig (*A*), oder so, dass die beiden symmetrischen Hälften gegensinnig (*B*) gerollt sind. Wo dies nun der Fall ist, bleiben die Blätter so lange orthotrop, bis sie sich aufrollen und flach werden, wobei sie die plagiotrope Stellung einnehmen. Sehr schöne Beispiele für dieses Verhalten geben die Blätter von Nuphar, von Pinguicula, Gräsern u. a.

Fig. 6.



Ganz so wie die Einrollung eines einzelnen dorsiventralen Organs muss aber auch die Zusammenrollung von mehreren solchen wirken. Die durch Schwere und Licht bewirkten Krümmungen werden dieses Convolut so afficiren müssen, wie einen gewöhnlichen orthotropen Stengel. Beispiele dieser Art liefern die meisten Monocotylen an ihren Knospen: vor allem die dichten Knospen der Agave-Arten, deren Blätter den Knospenkegel vor

Digitized by Google

ihrer Entfaltung nur theilweise umgeben, dann sich ablösen und, sobald ihre Oberfläche frei wird, sich plagiotrop zurückkrümmen.

Bisher wurde nur der Fall ins Auge gefasst, dass ein bilateral-plagiotropes Gebilde wie der Marchantiathallus oder ein Phanerogamenblatt parallel seiner Längsaxe zusammengerollt sei. Es lassen sich aber noch zwei andere Fälle denken, wie die Reactionsfähigkeit eines solchen Gebildes so abgeändert werden kann, dass es orthotrop wird.

Man denke sich einen Thalluslappen von Marchantia längs der Mittelrippe einfach so zusammengefaltet, dass entweder die beiden Oberseiten, oder auch die Unterseiten beider Längshälften aufeinander zu liegen kommen, eine Form, welche die jungen Blätter vieler Phanerogamen vor der Entfaltung darbieten. Es leuchtet nach dem früher Gesagten sofort ein, dass ein so zusammengefaltetes dorsiventrales Gebilde seinen Plagiotropismus betreffs der beiden symmetrischen Hälften einbüssen muss; indem nunmehr das Organ rechts und links von der Mittellinie zwei gleichartige, nach aussen gewendete Flächen besitzt, welche vom Geotropismus und Heliotropismus in ganz gleicher Art und gleichem Grade afficirt werden, kann eine Krümmung weder nach rechts noch nach links eintreten, so lange Geotropismus und Licht auf der rechten und linken Seite gleich sind. Ein solches Organ wird also sich so stellen, dass rechte und linke Flanke verticale Ebenen bilden. In der That ist dies bei vielen jungen Phanerogamenblättern (z. B. Papilionaceen) so lange der Fall, bis sie sich aus einander schlagen und plagiotrop werden.

Einen ähnlichen Fall repräsentiren die sogenannten schwertförmigen Blätter, wie die der Iris- und Xyris-Arten; auch diese Blätter sind bilateral, aber nicht dorsiventral; vielmehr sind hier statt einer flachen Ober- und Unterseite zwei flache, rechts und links liegende Seiten vorhanden, die symmetrisch gleichartig organisirt sind. Licht und Schwere afficiren ein solches Blatt daher auf der rechten und linken Seite gleichartig und gleich stark; die Folge ist, dass diese beiden Seiten unter normalen Verhältnissen vertical stehen. Dabei kann aber ein solches Blatt schwertförmig, d. h. in der verticalen Medianebene gebogen sein, weil die Aussenkante morphologisch anders beschaffen ist, daher anders reagiren kann als die Innenkante.

Endlich können wir uns ein dorsiventrales Gebilde, anstatt parallel seiner Längsaxe, auch quer zu derselben eingerollt denken und auch in diesem Fall wird der Plagiotropismus, solange die Einrollung dauert, aufgehoben sein müssen. Beispiele hierfür bieten die Blätter der echten Farne. Die Blattspindeln sind hier bekanntlich in der Jugend spiralig eingerollt; auch die daran sitzenden Laminatheile von aussen nach innen gerollt. Das junge Blatt bildet also eine Scheibe, deren Medianfläche aber bei allseitig gleicher Beleuchtung vertical steht, weil die rechte und linke Seite der Scheibe symmetrisch gleich und gleich reactionsfähig sind. Die vertical

Digitized by Google

einwirkenden Kräfte der Schwere und des Lichts treffen aber bei der Art der Einrollung jederzeit einen Querschnitt des Blattstiels von hinten nach vorn, einen jüngeren von vorn nach hinten. In Folge der Lichtwirkung wächst nun die organische Oberseite aller eingerollten Theile stärker, als die ihr gegenüberliegende organische Unterseite; die Folge ist, dass die Spindel sich langsam aufrollt, bis das ganze Blatt flach ausgebreitet ist und die plagiotrope Stellung annimmt, eine Bewegung, welche in verticaler Ebene stattfindet.

Die Gesammtheit dieser und zahlreicher anderer Thatsachen zeigt nun also, dass dorsiventrale Organe deshalb plagiotrop sind, weil ihre beiden organisch verschiedenen Seiten auch verschieden reagiren, wenn sie von Licht und Schwere gleichartig getroffen werden; dass dagegen orthotrope Organe ihren Orthotropismus dem Umstand verdanken, dass sie allseitig der Längsaxe oder vorwiegend auf zwei Seiten derselben (schwertförmige Blätter) gleichartig reagiren.

§ 6. Thallophyten und Muscineen, welche sich ähnlich verhalten wie Marchantia.

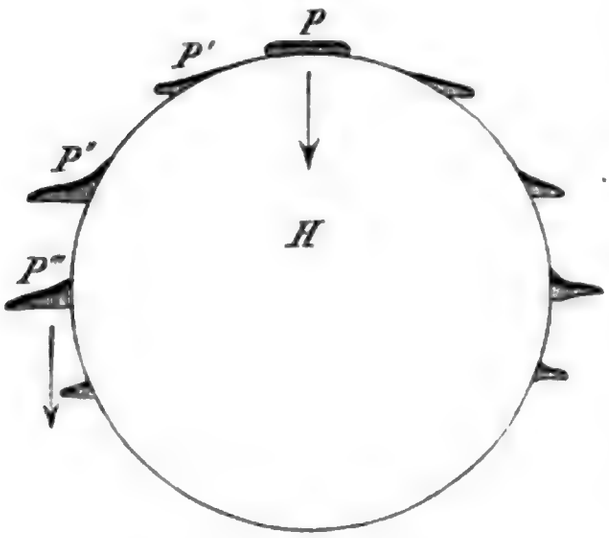
Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass sich zunächst alle Marchantieen ebenso verhalten, wie Marchantia selbst, was ich wenigstens an Lunularia, Preissia commutata und Fegatella conica zu sehen Gelegenheit hatte, scheint diese Meinung zu bestätigen. Von Riccieen habe ich Riccia glauca 5 Monate lang auf der oberen Horizontal- und vorderen Verticalfläche eines feuchten Lehmklumpens mit bestem Erfolg genau in der Art wie sonst die Marchantien cultivirt und am Thallus dasselbe Verhalten gefunden: nur fiel auf, dass die Riccien bei gleicher Beleuchtung sich weniger von dem Substrat abhoben, als die Marchantien, was vielleicht auf ein geringeres Lichtbedürfniss für gleiche Ausdehnung der Oberseite hinweisen könnte. Ebenso in der Hauptsache wie Marchantia verhielt sich bei Cultur auf Lehmklumpen und Erde unter schiefer Beleuchtung auch Aneura multifida und verschiedene foliose Jungermannien. Bei Anthoceros ist der Thallus entschieden plagiotrop, die stielförmigen Früchte sind orthotrop und stark positiv heliotropisch. — Indem ich weiterhin auf die Laubmoose zurückkomme, möchte ich zuvor einige Wahrnehmungen über Pilze und Flechten einschalten. Besonders klar liegen die Verhältnisse der Anisotropie bei den gestielten Hutpilzen unter den Hymenomyceten, bei denen ich schon 1860 die Thatsache constatirte [1], dass die Stiele der Fruchtkörper ihren aufrechten Stand einem sehr entwickelten negativen Geotropismus verdanken, wodurch zugleich der ihm rechtwinkelig aufgesetzte Hut horizontal gestellt wird, während die Hymenialvorsprünge (Zapfen von Hydnum, Röhren von Boletus, Lamellen von Agaricus) den positiven Geotropismus besitzen und sich immer

1) Vergl. darüber Hofmeister in Berichten der K. Sächs. Gesellsch. 1860. p. 191.

Digitized by Google

vertical abwärts zu stellen suchen. Dasselbe geschieht offenbar aber auch bei den ungestielten halben Hüten vieler Boletus, Trametes u. s. w., welche aus Baumstämmen und Aesten hervorwachsen, bei denen es jedoch zweifelhaft bleibt, welchen Ursachen in diesen Fällen das sterile Hutgewebe seine Richtung zum Horizont und zur Unterlage verdankt und ob dabei das Licht mitwirkt. Dass viele Pilze auch positiv heliotropisch sind (neben ihrem Geotropismus), ist bekannt; von den Fruchtkörpern der Sordarien wurde es zuerst von Woronin angegeben, bei den Fruchträgern der Mucorineen und vieler Agarici (z. B. den auf Pferdemist wachsenden Coprinus) ist es leicht zu constatiren; und wenn keine Bilateralität mit ins Spiel kommt, verhalten sich die Pilze wie andere orthotrope Pflanzen unter dem gleichzeitigen Einfluss von Heliotropismus und Geotropismns, die gestielten Hutpilze speciell so, wie die Träger der Marchantia. Entschieden plagiotrop sind die Telephoren, von denen ich ein lehrreiches Beispiel auf einer alten, zum Glätten der Erde benutzten Holzwalze fand, die seit Monaten (im Winter) ruhig gelegen hatte. Fig. 7 stellt einen idealen Querschnitt derselben mit den darauf wachsenden Telephoren dar. Die auf der Oberseite der Walze liegen dieser mit ihrer organischen Unterseite dicht an, ohne ein Hymenium zu entwickeln, und sind kreisrund; die weiter unten an der Böschung sitzenden stellen einen um so grösseren Theil ihres Hutes horizontal, je mehr sie sich dem verticalen Theil des Kreises nähern, und verlieren dabei ihre Kreisform, während die freie Unterseite Hymenien bildet. Ganz eben solche Verhältnisse beobachtet man bei Polyporus fomentarius, der, wenn er auf der horizontalen Schnittfläche eines Baumstumpfes wächst, so dass seine Unterseite dieser ganz aufliegt, auch keine Hymenien bildet. Ob und wie hier das Licht etwa neben der Schwere auf die Richtung des Hutes einwirkt, muss ich dahin gestellt sein lassen, da ich Culturen dieser Pilze nicht angestellt habe.

Fig. 7.



Zu den Flechten übergehend, lasse ich hier zunächst die Beobachtungen STAHL's [1]) über Endocarpon pusillum folgen: »Die im Freien an den der Sonne ausgesetzten Rainen wachsenden Lager von Endocarpon pusillum zeigen einen nahezu kreisförmigen Umriss. Die ältesten Theile des Thallus sind die mittleren dem centralen Rhizinenstrang genäherten; durch Marginal-

1) E. STAHL, Beiträge zur Entwickelungs-Geschichte der Flechten. II. p. 18. 1877.

Digitized by Google

wachsthum nimmt der Thallus an Umfang zu, und zwar ungefähr gleichmässig nach allen Richtungen, wodurch die oben erwähnte circuläre Gestalt des Lagers bedingt wird. Ganz gleich verhalten sich Culturexemplare, welche während ihrer Entwickelung einer von allen Seiten sehr gleichmässigen Beleuchtung ausgesetzt worden waren.«

»Trägt man aber Sorge, dass die Culturen constant nur von einer Seite und zwar durch schief auf die Lehmfläche auffallendes Licht beleuchtet werden, so findet das Randwachsthum nicht mehr gleichmässig nach allen Richtungen statt. Die Thallusfläche vergrössert sich fast ausschliesslich nach der von der Lichtquelle abgekehrten Seite; an der entgegengesetzten, dem Lichte zugewendeten Seite hört das Wachsthum auf oder wird wenigstens auf ein Minimum reducirt. Dadurch kommt an unter solchen Bedingungen herangewachsenen Lagern der Rhizinenstrang und mit ihm der Anheftungspunkt des Lagers nicht mehr in das Centrum, sondern an die eine (der Lichtquelle zugekehrte) Seite desselben zu liegen. Zugleich bleibt der Thallus nicht mehr dem horizontalen Substrate angeschmiegt, sondern hebt sich von demselben unter Bildung eines mehr oder weniger steilen Winkels ab, dessen Scheitel die Anheftungsstelle des Lagers bildet. Auf diese Weise wird die Thallusoberfläche der Lichtquelle zugewendet und kommt in eine für die Assimilation günstige Lage.«

»Die vom Lichte abgekehrte Seite zeigt die Beschaffenheit der im gewöhnlichen Falle dem Substrat angeschmiegten Thallusunterseite; sie ist reichlich mit Rhizinen versehen, Geschlechtsorgane werden nur an der Lichtseite erzeugt. An älteren Exemplaren von Endocarpon, welche bereits die normale Thallusstructur zeigen, macht sich der schädliche Einfluss übermässiger Feuchtigkeit in einer Aufgedunsenheit des Lagers bemerkbar, wobei vorzugsweise die Thallusränder verunstaltet werden. Der äusserste gonidienfreie Rand, welcher an gesunden, unter normalen Bedingungen gewachsenen Lagern blos einen schmalen weissen Saum bildet, schwillt unter diesen Umständen hypertrophisch an zu einem weissen schwammigen Hyphengeflecht, in welchem nur wenige Gonidien enthalten sind.«

»In noch auffallenderem Maasse werden diejenigen Thallusanlagen verändert, bei welchen die Rinde noch auf eine einfache Zelllage beschränkt ist. Die einzelnen Zellen dieser Schicht, welche bei normalem Entwickelungsgang papillenartig auswachsen, um durch ihre Vereinigung die aus zur Thallusoberfläche senkrechten Zellreihen bestehende Rinde zu bilden, verlängern sich unter dem Einfluss zu grosser Feuchtigeit abnormer Weise und wachsen zu langen quergegliederten Fäden aus, die, bei gleichmässiger Beleuchtung, nach allen Richtungen von der Thallusanlage ausstrahlen, bei einseitiger Lichtzufuhr dagegen, wie viele andere Pilzhyphen (Sporangienstiele von Mucor, Philobolus u. s. w.) der Lichtquelle entgegenwachsen. Wenn aber die Wachsthumsrichtung dieser abnorm sich verlängern-

Digitized by Google

den Hyphen in so auffallendem Maasse durch das Licht beeinflusst wird, so ist anzunehmen, dass dieselben auch dann, wenn sie sich normaler Weise zu Rindenzellen ausbilden, diesem Einfluss folgen und dazu beitragen, die Oberfläche des sich aufbauenden Thallus dem Lichte zuzukehren. Sollte sich diese Vermuthung durch weitere Versuche bestätigen, so hätten wir hier den Fall, dass die zu dem einfallenden Lichte senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Componenten bedingt würde.«

Es ist aus dieser Darstellung zu ersehen, dass sich Endocarpon pusillum ähnlich verhält wie der Thallus von Marchantia; warum die dem Lichte zugekehrte Hälfte der Scheibe, die sich dem Boden dicht anlegen sollte, hier verkümmert, ist wohl noch weiter zu untersuchen. STAHL's Bemerkung am Schluss des Citats zeigt, dass er auf ganz anderem Wege als früher DE VRIES zu der Ansicht gelangt ist, dass plagiotrope Organe aus Elementen zusammengesetzt sein können, welche an sich die Eigenschaften orthotroper Organe (hier den positiven Heliotropismus) besitzen. Indessen genügt diese Thatsache noch nicht, zu erklären, warum ein aus solchen Elementen zusammengesetztes Organ plagiotrop ist, sich vom Boden abhebt und zum Lichte quer stellt. Dazu bedarf es einer dorsiventralen Bilateralität des ganzen Organs, die man sich so denken kann, dass die einzelnen orthotropen Elemente auch einen Gegensatz von »Spitze und Basis« besitzen und dabei so geordnet sind, dass alle Elemente des Organs ihre Spitze nach einer, ihre Basis nach der anderen Seite kehren und dabei quer zur Längsaxe des ganzen Organs stehen, so dass an dem Organ eine Rücken- (Licht-) und eine Wurzel- (Schatten-) Seite zu Stande kommt; oder anders gesagt, man kann sich eine plagiotrope Scheibe auch so vorstellen, als ob man sie aus einem orthotropen Organ durch zwei Querschnitte herausgeschnitten hätte, wenn man nur beachtet, dass eine Querscheibe eines orthotropen Organs eine basale und eine akroskope Fläche hat, die nothwendig eine gewisse, wenn auch nicht sichtbare Verschiedenheit, eine Art polaren Gegensatzes darbieten müssen, wie das ganze Organ selbst; eine solche Querscheibe (z. B. aus einem orthotropen Stamm oder einer Hauptwurzel) ist also in dem Sinne dorsiventral, dass sie eine basiskope und eine akroskope Seite (Querschnittsfläche) besitzt. Es hat denselben Sinn, ob man sagt, ein dorsiventrales Gebilde, wie die Thallusscheibe von Endocarpon pusillum, sei aus orthotropen Elementen zusammengesetzt, oder die Querscheibe eines orthotropen Organes sei ein plagiotropes Gebilde. Man könnte hier einwenden, dass diese theoretische Folgerung experimentell nicht zu bestätigen sei, da eine Querscheibe genannter Art bei schiefer Beleuchtung wohl kaum die entsprechende Krümmung (wie ein Marchantiaspross) annehmen würde; allein es bedarf dieses Versuchs gar nicht; man denke sich die fragliche Scheibe aus einem unter schiefer Beleuchtung heliotropisch gekrümmten Stengel herausgeschnitten und dabei in der ihr

Digitized by Google

zukommenden Lage belassen, so hat die Scheibe eben die Lage, welche sie als plagiotropes Gebilde unter gleicher Beleuchtung annehmen würde.

Um nun wieder zu den Flechten zurückzukehren, wurde schon oben über Peltigera canina, Cetraria islandica und Cladonia pyxidata das Nöthige gesagt. Gerade so verhält sich auch Sticta pulmonacea: auf horizontaler oder schiefer Unterlage fest angewachsen, erheben sich die abwärts gerichteten Thalluslappen, wenn die Flechte an senkrechten Baumstämmen wächst, frei in die Luft, während die aufwärts wachsenden Lappen dem Baume fest angedrückt sind, also ganz wie Marchantia in Fig. 1. Nicht so ist es bei vielen Imbricarien und Parmelien (z. B. parietina); sie sind auch an senkrechten Baumstämmen oder Mauern diesen überall dicht angewachsen; und ebenso verhalten sich unter den Lebermoosen Radula und Frullania Tamarisci. Ob hier noch die schwache Lichtcomponente, welche die Oberseite der Pflanze horizontal oder selbst von unten her trifft, hinreicht, sie an das Substrat anzudrücken, oder ob andere Kräfte mitwirken, wird weiter zu untersuchen sein.

Den Formen, welche ihren Typus in Marchantia finden, sind, um das hier einzuschalten, die Prothallien der Farne[1]) beizuzählen. Auf Torfziegeln ausgesäete Sporen von Ceratopteris, Aneimia, Woodwardia radicans und Ceratodactylis osmundacea ergaben Prothallien, die in jeder Beziehung den aus Sporen erwachsenen Marchantien betreffs ihres Plagiotropismus glichen. Alte und grosse Prothallien rollen sich oft so zusammen, dass sie einen auf der Spitze stehenden Hohlkegel darstellen, dessen Axe vertical steht, entsprechend dem oben über die Einrollung Gesagten.

Unter den Laubmoosen sind die Laubstämmchen der acrocarpen vorwiegend radiär gebaut und orthotrop (Polytrichum, Funaria, Pottia, Bryum, Mnium u. s. w.); manche haben orthotrope Hauptsprosse und plagiotrope Ausläufer (wie Mnium undulatum); andere wieder bilden bilaterale dorsiventrale Verzweigungssysteme, wie Thuidium tamariscinum und Hylocomium splendens, die sich betreffs ihres Plagiotropismus wie Thalluslappen von Marchantia verhalten, soweit ich nach den Vorkommnissen in Wäldern, auf horizontalem, schiefem und vertical abschüssigem Standort urtheilen kann. Etwas genauer, doch keineswegs erschöpfend, habe ich den Plagiotropismus von Fissidens adiantoides studirt. An steilen, fast senkrechten Grabenrändern in Wäldern sind die zweizeilig beblätterten Stengel so gestellt, dass ihre Spitze schief abwärts ragt (wie die abwärts gerichteten Lappen von Marchantia, Fig. 1), wobei die eine flache Seite des Laubes abwärts, die andere (Lichtseite) aufwärts gekehrt ist. Die Früchte (wie wohl die meisten Laubmoosfrüchte) sind dagegen orthotrop und ragen über das Laub so hervor, dass sie auf der Ebene desselben nahezu recht-

---

1) Vergl. über diese Wiegand, Botan. Untersuch. 1854. p. 25, u. Sachs, Botan. Zeitg. 1868. Beilage p. 8.

winkelig aufwärts stehen, den Schnabel nach aussen, dem Licht zugekehrt. Bei der Cultur auf sehr abschüssigem Boden vor dem Fenster gelang es mir jedoch noch nicht, diese Stellung der Pflänzchen zu erzielen, sie standen vielmehr schief aufwärts, fast rechtwinkelig auf dem schiefen Substrat; doch waren diese Culturen nicht sehr kräftig. F. taxifolius auf ebenem Boden in einem Blumentopf, bedeckt mit einem jener Zinkkästen und mit der Glasscheibe desselben nach Norden gekehrt, wächst seit etwa 4 Monaten recht kräftig; die jetzt lebenden Pflanzen sind sämmtlich während der Cultur neu entstanden. Sie alle kehren die eine flache Seite dem Licht, die andere dem Schatten zu, stehen dabei aber beinahe senkrecht, nur schwach rückwärts geneigt. In der Hauptsache verhält sich Fissidens also wie ein Marchantiaspross; es scheint aber das Grössenverhältniss zwischen negativem Heliotropismus (oder Epinastie der Lichtseite) und negativem Geotropismus ein anderes zu sein, denn bei der letztgenannten Cultur war die Beleuchtung genau dieselbe, wie bei den Marchantien, deren Sprosse dabei eine Neigung von circa 45° rückwärts hatten.

Ein sehr merkwürdiges, in gewissem Sinne an das der Pflänzchen von Fissidens sich anschliessendes Verhalten zeigt das oberirdische Protonema der von mir beobachteten Funaria hygrometrica. Auf Torfziegeln wurden die Sporen in möglichst geringer Zahl (mittels einer Nadelspitze) ausgesäet; die Ziegeln dann genau in derselben Art, wie die mit Marchantien besäeten behandelt, unter Zinkkästen einseitiger schiefer Beleuchtung ausgesetzt. Die über das Substrat hinaus wachsenden sehr kräftigen Protonemasprosse bildeten nun bilaterale Verzweigungssysteme der Art, dass diese auf der Oberseite und Vorderseite des Torfes die eine Fläche dem Lichte, die andere dem Schatten zukehrten; solche Systeme standen meist mehrere coulissenartig hintereinander und vollkommen parallel; die Cultur machte in Folge dessen den Eindruck etwa wie ein Roccocogarten in Miniatur mit seinen geraden, mauerähnlichen regelmässigen Hecken. Die Hecken standen aber nicht senkrecht, sondern alle schief, so dass das einfallende Licht ihre Vorderfläche nahezu rechtwinkelig traf, also die auf der horizontalen Oberseite des Torfes schief rückwärts, die auf der verticalen Vorderseite schief abwärts geneigt. Diese Uebereinstimmung mit den Marchantiasprossen zeigte sich auch an der rechten und linken Flanke des Ziegels, die vom Licht nur gestreift wurden; die bilateralen Verzweigungssysteme bildeten auf den verticalen Flanken schief aufsteigende Hecken, die vom Licht ebenfalls nahezu rechtwinkelig getroffen wurden, geradeso wie die entsprechend gestellten Marchantiasprosse.

In diesem Zustande hält sich das Protonema wochenlang, dann entsprossen ihm tausende von Laubstengeln, die sich streng orthotrop zeigen und (bei der schiefen Beleuchtung) schief aufsteigend dem Licht entgegenwachsen, wie die Fruchtträger der Marchantia.

In der vierten Auflage meines Lehrbuchs p. 360 (auch in früheren

Digitized by Google

Auflagen) findet man einen solchen oberirdischen Protonemaspross von Funaria abgebildet, doch waren die meiner Culturen viel reicher verzweigt und die Zweigsysteme nach rechts und links flach ausgebreitet, etwa so wie bei Thuja. Ich habe leider versäumt, nachzusehen, ob die Seitenzweige der aufrechten Hauptsprosse ausschliesslich rechts und links an diesen entspringen, wie die Blätter von Fissidens aus ihrem Stamm, oder ob sie vielleicht erst durch Drehung zweireihig werden; doch glaube ich, ist das Erste der Fall, worauf auch die citirte Figur des Lehrbuches hindeutet. Wir hätten, wenn dies so ist, also einen der Fälle, wo das Licht nicht krümmend einwirkt, sondern den Ort der ersten Anlage neuer Theile bestimmt. Jedenfalls ist das Protonema von Funaria (und wohl auch anderer Moose) ein des sorgfältigsten Studiums werthes Object.

So wie bei diesen nun wahrscheinlich die Seitenzweige der aufrechten Protonemaäste rechts und links unter den Segmentwänden hervorsprossen, so wachsen auch am Stammscheitel von Fissidens die Blätter rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle hervor. Diese ist bei Fissidens bekanntlich eine zweischneidige, so lange der Stamm am Licht wächst, und nach dem oben Gesagten liegt die beide Segmentreihen des Stammes halbirende Ebene rechtwinkelig zum Licht. Es zeigt dies, dass in Folge des Einflusses, den das Licht auf die Gestalt des Vegetationspunktes ausübt, auch (nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung) die Zellwände eine bestimmte Orientirung zum Licht haben müssen, obwohl dieses unmittelbar auf die Entstehung der Wände nicht einwirkt. Ganz dasselbe würde sich bezüglich der Blattstellung und Form der Scheitelzelle bezüglich der Lichtrichtung bei Selaginella ergeben.

II.

Plagiotropismus einiger Phanerogamen.

§ 7. Hedera Helix.

Der Epheu theilt mit Marchantia die Eigenthümlichkeit, dass die rein vegetativen Sprosse (hier freilich belaubte Axen, dort Thalluslappen) sämmtlich dorsiventral gebaut und plagiotrop gerichtet sind, wogegen diejenigen Sprosse, welche in späteren Lebensjahren der Pflanze die Fructification vorbereiten und tragen, entschieden radiär organisirt und orthotrop gerichtet sind. — Bei genauerer Vergleichung finden sich jedoch Unterschiede, welche für die Kenntniss der Anisotropie der Pflanzen von Interesse sind; vor Allem, um dies sogleich zu erwähnen, ist bei dem Epheu die Dorsiventralität nicht so scharf ausgeprägt, wie bei Marchantia; sie lässt sich durch Beleuchtung umkehren, wenn auch nicht an ausgewachsenen, so doch an den neu zuwachsenden Partien eines plagiotropen Sprosses.

Digitized by Google

Einige Keimpflanzen, die ich seit drei Monaten in Töpfen am Fenster cultivire (leider eine zu geringe Anzahl, nur drei) und deren Stellung zum Licht seit dem Auftauchen der Cotyledonen aus der Erde niemals verändert wurde, zeigten Folgendes: Das hypocotyle Glied war bei allen bis zur völligen Entfaltung der Cotyledonen und zum Erscheinen der ersten Laubblätter dem Fenster concav zugeneigt, also positiv heliotropisch und dabei selbstverständlich negativ geotropisch. Die drei Pflanzen waren dabei zufällig so orientirt, dass die beiden Cotyledonen rechts und links standen, die verticale Krümmungsebene also zwischen dieselben fiel. — Einige Wochen später hatte sich die Keimknospe zwischen den Cotyledonen bei allen dreien so weit entwickelt, dass der neue Spross 5 und 6 Blätter besass.

An dem schwächsten fünfblätterigen Spross waren die Internodien zusammen nur etwa 3—4 mm lang, die dicht übereinander stehenden Blätter zweireihig alternirend so gestellt, dass die Foliationsebene zwischen die Cotyledonen fiel, also mit der heliotropischen Krümmungsebene identisch war. Das sehr geringe Längenwachsthum dieses Sprosses scheint durch eine Abnormität der Cotyledonen veranlasst, welche mit ihren hinteren (dem Zimmer zugekehrten) Rande verwachsen sind, so dass die Knospe, deren erstes Blatt auf der nicht verwachsenen Seite (der Lichtseite) hervortrat, sich auf der Lichtseite herausdrängen musste. Auch nach drei Monaten war der kurze Spross ebenso wie das hypocotyle Glied noch ein wenig concav zum Fenster gekrümmt.

Der Hauptspross der zweiten Pflanze hatte seine fünf Laubblätter ebenfalls alternirend vorn und hinten erzeugt, das erste derselben auf der Schattenseite; die Foliationsebene lag also auch hier in der Richtung der heliotropen Krümmungsebene. Die früher positiv heliotropische Krümmung des hypocotylen Gliedes hatte sich unterdessen verloren, dasselbe war an seinem untersten Theil rückwärts gekrümmt, so dass die ganze übrige Axe etwa unter 45° rückwärts (nach der Schattenseite) hinneigte; dabei war die Axe aber ein wenig nach links gekrümmt und, wie es scheint, ein wenig tordirt; so dass das 4. und 5. Blatt nicht mehr genau hinten und vorn standen; auch ein späteres 6. Blatt verhielt sich so.

Der Hauptspross der dritten kräftigsten und offenbar ganz normal entwickelten Keimpflanze war gleichzeitig mit jenen auf 5,5 cm Länge herangewachsen; auch hier stand das erste Laubblatt auf der Schattenseite (hinten), das zweite auf der Lichtseite, das dritte wie das erste, das vierte wie das zweite; die Foliationsebene dieser 4 ersten Blätter lag also auch hier wie bei den beiden anderen Pflanzen rechtwinkelig mit der Mediane der Cotyledonen und gleichsinnig mit der heliotropischen Krümmungsebene. In der Zeit, wo die ersten sechs Laubblätter völlig entwickelt waren, zeigte das früher positiv heliotropische hypocotyle Glied seiner ganzen Länge nach die entgegengesetzte Krümmung convex gegen das Fenster, wodurch

Digitized by Google

die drei ersten Internodien bereits eine Neigung nach rückwärts (zum Schatten) erhielten; an der Insertionsstelle des vierten, auf der Lichtseite stehenden Blattes machte der Spross plötzlich ein Knie, so dass die nun folgenden Internodien gerade horizontale Richtung erhielten, in welcher der Spross auch fortgewachsen ist; die Knospe ist gerade gegen das Zimmer gewendet. Das hinter dem Knie entspringende fünfte Blatt steht schief nach links unten, das sechste schief nach rechts oben, ebenso das siebente und achte Blatt; erst das neunte und zehnte stehen genau links und rechts. Die Foliationsebene, anfangs vertical, dreht sich also langsam so, dass sie horizontal (am horizontalen Sprosse) wird. Ob dies bereits in der Knospe oder durch eine Drehung der wachsenden Axe geschieht, lässt sich nicht entscheiden, daher auch die etwaige Mitwirkung des Lichtes nicht genau ermessen. Dass die Rückwärtskrümmung des hypocotylen Gliedes und der Sprossaxe jedoch eine Lichtwirkung ist, leidet keinen Zweifel; ebenso, dass die später horizontale Lage der Foliationsebene der rechts und links alternirenden Blätter (hinter dem 5. und 6. Blatte) eine wenigstens mittelbare Folge der Beleuchtung ist. Die Anfangs ihrer inneren Symmetrie nach radiär und orthotrop angelegte Keimpflanze wird also an ihrem Hauptspross dorsiventral und plagiotrop, dieser gleicht genau den an Mauern und Bäumen emporkletternden Sprossen älterer Pflanzen.

Ich will hier sogleich noch hinzufügen, dass die Axelsprosse, welche unter Umständen an plagiotropen Epheuzweigen entspringen, genau dieselbe Bilateralität besitzen, wie ihre Muttersprosse. Der Seitenspross (Taf. VI, Fig. 7) bildet ein oder zwei Vorblätter, von denen das erste immer dem Mutterspross adossirt, das zweite dem Tragblatt zugekehrt ist; die folgenden Laubblätter setzen diese Alternation fort und der Seitenspross ist nun genau so wie der Mutterspross orientirt, ohne dass er nöthig hätte eine Drehung zu machen. [1])

Die oben beschriebenen Keimpflanzen legen den Gedanken nahe, dass es vielleicht möglich sein wird, Epheupflanzen an langsam drehender Horizontalaxe so zu cultiviren, dass der Hauptspross radiär bleibt und nicht plagiotrop und dorsiventral wird.

Ob man bei dem Epheu mehr, als bei Marchantia berechtigt ist, die vom Licht bewirkte Rückwärtskrümmung eine negativ heliotropische zu nennen (vgl. oben p. 238), will ich hier nicht entscheiden; um jedoch dem hier bereits eingeführten Sprachgebrauch nicht entgegenzutreten, will ich (ohne jede Voreingenommenheit in der Sache selbst) die betreffende Lichtwirkung an den plagiotropen Epheusprossen hier als negativen Heliotropismus bezeichnen, um eben einen Namen für eine Erscheinung zu haben,

---

1) Vergl. damit Begonia (in meinem Lehrb. II Aufl. p. 188), wo die Foliationsebene des Axelsprosses rechtwinkelig oder schief auf der des Muttersprosses steht und bei plagiotropem Wuchs eine Drehung des Axelsprosses nöthig wird.

Digitized by Google

die hier nicht in ihren Ursachen, wohl aber in ihren Wirkungen weiter verfolgt werden soll. Zudem zeigen die fraglichen Epheusprosse noch Epinastie im Sinne von de Vries auf der dauernd beleuchteten Seite.

Wächst eine Keimpflanze, wie die dritte vorhin beschriebene, in der Nähe einer Mauer oder Felswand u. dgl., so muss der Laubspross sich nach dieser hinkrümmen, weil das stärkere Licht von der anderen Seite kommt: die Schatten- oder Bauchseite des Sprosses legt sich fest an die verticale Wand, da ja die negative heliotropische Krümmung so stark ist, um den Spross, wenn kein Hinderniss da wäre, horizontal hinüberzudrücken. Zudem wird der Spross auch bald durch Haftwurzeln an der Wand befestigt und steigt nun, dieser bis an die Spitze angeschmiegt, senkrecht empor; letzteres offenbar in Folge eines dem Spross inwohnenden Geotropismus, der ihn verhindert, nach links oder rechts zu neigen. Die nun entstehenden Seitensprosse aber wachsen unter einem schiefen, nach oben spitzen Winkel [1]), und da sie, wie oben gesagt, genau so wie der Mutterspross, betreffs ihrer Dorsiventralität orientirt sind, schmiegen sie sich sofort ebenfalls der Mauer an. So wird diese nach und nach von verschiedenen Sprossgenerationen, die ein fächerförmiges Strahlensystem bilden, bedeckt und die Sprosse wachsen nun hinauf bis an die Kante der Mauer, wo sie dann mit ihrem Gipfel sofort umbiegen, ihre bisherige Schattenseite der horizontalen Oberfläche der Mauer fest andrücken und so quer hinüberwachsen, bis sie wieder an die andere Kante kommen; hier biegen sie aber nicht etwa scharf abwärts, um nun der andern Verticalfläche dicht angeschmiegt abwärts zu wachsen; vielmehr wachsen sie über diese Kante der Mauer gerade aus fort, oft ganz horizontal in die Luft hinaus bis 50 cm weit, worauf sie bei weiterer Verlängerung durch ihr eignes Gewicht hinabsinken, oder sie biegen ein wenig abwärts oder endlich kommt es in seltnen Fällen vor, dass sie beinahe vertical abwärts gehen, doch ohne sich anzuschmiegen, was, nach dem später zu Sagenden, wohl von der Lichtintensität abhängen dürfte. [1])

Wenn nun die eine Seite der Mauer mit solchen angeschmiegten Sprossen dicht bedeckt ist, dann tritt eine andere Erscheinung auf; es entstehen sehr zahlreiche Sprosse, welche genau so wie jene organisirt sind, sich aber von der Mauer hinweg wenden, indem sie horizontal oder etwas schief abwärts gerichtet sind und ihre Schatten- (Wurzel-) Seite abwärts kehren (Fig. 1, Taf. VI). Man bemerkt jedoch, dass auch ihr Ursprungsort an der Mauer einen Einfluss auf den Winkel übt, unter welchem sie gegen den Horizont geneigt sind; die oben auf der Mauer entspringenden

---

1) Dieser in verticaler Ebene schiefe Wuchs weist darauf hin, dass die Wirkung des Geotropismus durch eine Gegenkraft auf der Innenflanke, die dem Mutterspross zugekehrt ist, gehindert wird.

2) Ein in mancher Beziehung ähnliches Verhalten beschreibt Frank (Bot. Zeitg. 1873. p. 36, 37) bei Polygonum aviculare.

Digitized by Google

»Schwebesprosse,« wie ich sie nennen will, bleiben lange horizontal, je tiefer unten an einer hohen Mauer sie auftreten, desto schiefer sind sie mit der Spitze gleich anfangs abwärts gerichtet. Uebrigens gilt das soeben Gesagte nur für Sprosse, welche 30—50 cm Länge noch nicht überschritten haben; werden sie länger, so biegen sie unter ihrer eignen Last abwärts, dabei bemerkt man aber, dass die Sprossenden wieder mehr aufwärts wachsen und ihre ursprüngliche Richtung einzunehmen suchen, was meist zu einer Bogenform führt, deren Convexität nach unten gekehrt ist. — Dass diese Schwebesprosse übrigens von derselben Natur und Organisation sind, wie die angeschmiegt kletternden, zeigt sich, wenn man sie abschneidet, in Erde setzt und an einer Mauer emporklettern lässt.

Um nun das Gesammtbild des normal wachsenden Epheus zu vervollständigen, ist noch zu erwähnen, dass nach einigen Jahren die ersten orthotropen Sprosse gewöhnlich am höchsten Punkt, den die plagiotropen erreicht haben, eintreten; man sieht daher mit Epheu überkleidete Mauern oben mit den characteristisch geformten Fruchtsprossen besetzt; doch kommen später solche auch aus dem Sprossgewirre der verticalen Mauerseite hervor, aber meist ohne hier zu fructificiren.

Diese radiär gebauten orthotropen Sprosse unterscheiden sich von den dorsiventralen Kletter- und Schwebesprossen bekanntlich auch durch die Rautenform, dunkle Färbung und radiäre ($^2/_5$) Stellung ihrer Blätter, wogegen jene drei- oder fünflappige, oben helladerige, zweireihige Blätter tragen.

Sollte die Schwere oder das Licht einen Einfluss auf die Entstehung der orthotropen Sprosse ausüben, so müsste dieser doch durch besondere Eigenschaften vermittelt sein, die erst bei höherem Alter der Epheupflanze sich einstellen. Jedenfalls zeigt die Beobachtung, dass die orthotropen Sprosse als solche unmittelbar aus den Blattaxeln von dorsiventralen Kletter- oder Schwebesprossen entstehen können, dass aber auch die Endknospe der letzteren selbst plötzlich oder nach und nach in einen orthotropen Spross sich umwandelt. Geschieht dies, wie ich wiederholt beobachtete, so verhält sich der plagiotrope, später orthotrop weiter wachsende Spross ganz ähnlich wie der dorsiventrale Thallus von Marchantia, der ja auch unmittelbar aus seinen Vegetationspunkten die orthotropen Fruchtträger erzeugt.

Uebrigens lassen sich für diesen directen Uebergang eines dorsiventralen Sprosses in einen radiär gebauten wohl zahlreiche andere Beispiele finden. Ich will nur einige sehr verschiedene nennen. Vor Allem die Ausläufer der Erdbeeren, welche der Erde dicht aufliegend dorsiventral und plagiotrop sind; soweit sie dies sind, bestehen sie aus 2—3 langen Internodien mit Niederblättern; plötzlich aber richtet sich die Endknospe des Ausläufers auf, bildet an kurzer Axe eine Rosette von aufsteigenden Laubblättern und absteigenden Wurzeln und aus dem letzten Niederblatt

Digitized by Google

entspringt als Axelspross ein neuer Ausläufer. Ein anderes Beispiel liefert Castanea vesca; an den strauchförmigen Exemplaren unseres Gartens finde ich zahlreiche schief aufsteigende Sprosse, deren erste 5—11 Laubblätter streng zweizeilig (links und rechts) stehen, worauf ein oben oder unten stehendes Blatt auftritt und der Spross nun mit $^2/_5$ Stellung weiter wächst, also radiär wird, jedoch ohne sich immer aufzurichten. Ganz ähnlich verhalten sich die schief aufsteigenden Sprosse von Colutea-Arten.

Diese und zahlreiche ähnliche Vorkommnisse zeigen deutlich genug, dass die Entscheidung darüber, ob ein Spross radiär und orthotrop oder ob er dorsiventral und plagiotrop werden solle, nicht so unmittelbar vom Licht und der Schwere abhängen kann, wie Hofmeister[1]) früher dachte; diese seine Ansicht habe ich übrigens auf Grund eingehender Untersuchungen an Coniferen, Begonien und dicotylen Bäumen schon 1870 in der II. Auflage meines Lehrbuchs p. 183 ff. (und in den späteren Auflagen) widerlegt[2]); speciell auch seine unrichtige Angabe, dass die Foliationsebene der bilateralen Winterknospen der dicotylen Hölzer eine causale Beziehung zur Schwere oder zum Licht zeige.

Zur weiteren Erhärtung der Thatsache, dass dieselbe Sprossaxe anfangs dorsiventral und später radiär gebildet ist, daher anfangs plagiotrop und weiterhin in ihrer Verlängerung orthotrop wird, möchte ich hier noch einige specielle Beobachtungen an Hedera Helix beibringen.[3])

Ein ziemlich genau zweizeiliger Schwebespross war vor drei Jahren von der Wand weggewachsen; als im folgenden Jahre seine Endknospe weiter wuchs, begann sofort $^2/_5$ Stellung der Blätter und dieser Theil der Axe krümmte sich schief aufwärts; die diesjährige Fortsetzung des Sprosses beginnt ebenfalls sofort mit $^2/_5$ Divergenz und ist so aufgekrümmt, dass die Endknospe fast vertical steht; mit Eintritt der radiären Blattstellung trat auch die Rautenform der Blätter ein; ein Axelspross des diesjährigen (dorsiventralen) Stückes der Axe ist radiär gebildet und hat rautenförmige Blätter.

Ein etwa 100 cm langer anderer dreijähriger Spross kommt aus einer Wandspalte und ist an seiner älteren Partie sehr schief abwärts geneigt; dieser Theil ist dorsiventral gebildet. Als der Spross sich verlängerte, richtete er sich um $^1/_4$ Kreis auf, um mit leichter Rückwärtskrümmung

---

1) Hofmeister, Morphologie 1868. p. 579.

2) Kny scheint diese ausführliche Darlegung in meinem Lehrbuch in seinen viel späteren Arbeiten (Sitzungsber. der Ges. natf. Freunde, Juli 1876. p. 106 u. März 1877. p. 7) übersehen zu haben.

3) Betreffs der Vertheilung des Plagiotropismus und Orthotropismus auf eine und dieselbe Axe oder auf verschiedene Axengenerationen findet man übrigens weiter zu verwerthende Angaben auch in Braun's »Individuum der Pflanze« (Tafeln und ihre Erklärung), ferner sehr schätzbare Bemerkungen bei Irmisch, »Beiträge zur vergl. Morphologie« zerstreut, besonders in »Labiaten«.

Digitized by Google

horizontal fortzuwachsen: dieser Theil ist ebenfalls zweireihig beblättert. Die diesjährige Verlängerung des Sprosses endlich hat sich am unteren Theil aufwärts gekrümmt, so dass die Endknospe vertical steht; die neun ersten Blätter dieses Stückes sind zweireihig, die folgenden sieben aber nach $^2/_5$ gestellt. Die Axelsprosse des drei- und des zweijährigen Theiles sind alle schief aufgerichtete Kurztriebe, meist radiär, mit $^2/_5$ Stellung der Blätter, manche mit 2—3 zweireihigen ersten Blättern; diese Sprosse haben vorwiegend rautenförmige Blätter, doch sind einige der älteren auch mit dreilappigen versehen.

Diese Sprosse zeigen also einen bald plötzlichen, bald allmähligen Uebergang aus dem bilateralen in den radiären Bau, wobei auch die Blattform Uebergänge zeigt und die plagiotrope in die orthotrope Richtung rasch oder langsam übergeht.

§ 8. Versuche mit plagiotropen Schwebesprossen des Epheus.

Es ist nicht meine Absicht, das Verhalten der orthotropen, die Fruchtbildung einleitenden Sprosse hier weiter zu verfolgen, und kehre nunmehr zu den plagiotropen Schwebesprossen zurück, die mir das Material zu zahlreichen Versuchen über die Ursachen des Plagiotropismus lieferten. Ich liess dieselben z. Th. an der Mutterpflanze, um Beobachtungen im Freien zu machen, die meisten aber wurden abgeschnitten, mit der Basis in Blumentöpfe gesetzt und nach 6—8 Wochen, wenn sie kräftig bewurzelt waren, zu den Versuchen benutzt. Der Gärtner hatte diese Setzlinge vertical eingepflanzt und dann neben eine Mauer gestellt; sie hatten sich nach dieser hingekrümmt, so dass der unterdessen zugewachsene Theil des Sprosses nahezu horizontal frei schwebte.

Die Versuche zeigen nun zunächst, dass an der wachsenden Region dieser dorsiventralen Sprosse dreierlei Arten von Krümmungen vorkommen; nämlich 1) solche, die auf keine unmittelbare äussere Einwirkung zurückzuführen sind, aber immer dahin streben, die Oberseite des wachsenden Theils ein wenig convex zu machen; dass jedoch diese Krümmung (welche im Sinne de Vries' eine epinastische ist und hier so genannt werden soll) eine mittelbare Wirkung (eine Nachwirkung) der Beleuchtung der Oberseite ist, folgt ohne Weiteres aus der unten zu constatirenden Thatsache, dass die Entscheidung darüber, was Oberseite und Unterseite an einem solchen Sprosse sein soll, lediglich von dauernder Beleuchtung abhängt. Das Licht erzeugt an diesen Sprossen einen inneren Unterschied der beiden Sprosshälften und zwar so, dass (neben andern Eigenschaften) die stärker beleuchtete nun auch ohne directe Lichtwirkung immer fort convex zu werden strebt, was freilich nur unter bestimmten Umständen sichtbar wird. Hier haben wir also einen weiteren Fall, wo die Epinastie im Sinne von de Vries eine durch vorausgegangene dauernde Beleuchtung

Digitized by Google

verursachte Eigenschaft des Organs ist[1]), gerade wie bei Marchantia. Uebrigens ist die Epinastie der plagiotropen Epheusprosse von sehr geringer Intensität, d. h. sie bewirkt nur schwache Convexitäten der wachsenden Region auf der organischen Oberseite.

Bindet man die vorher horizontalen Sprosse an einen verticalen Stab, so dass der Gipfel von 8—10 cm Länge frei bleibt, so beobachtet man gewöhnlich nach 8—10 Stunden, zuweilen auch viel später die convexe Krümmung der Oberseite; dies geschieht sowohl im Finstern, wie bei allseitig gleicher Beleuchtung und sogar dann, wenn die organische Unterseite etwas stärker beleuchtet ist, was ganz besonders deshalb von Interesse ist, weil im letzten Fall bei längerer Dauer die epinastische Krümmung wieder ausgeglichen wird und in die entgegengesetzte übergeht, indem nunmehr die negative heliotropische Convexkrümmung der Unterseite eintritt (s. weiter unten). Reiner als in diesen Fällen erscheint die Epinastie, wenn man die Sprosse so horizontal in den finsteren Raum legt, dass die Foliationsebene senkrecht steht, also die eine Flanke des Sprosses unten, die andere oben liegt; in diesem Falle liegt die Ebene der epinastischen Krümmung horizontal, wenn man von der gleichzeitig eintretenden schwachen geotropischen Hebung absieht. Die epinastisch gekrümmte Stelle umfasst eine Länge von 2—3 cm und zwar so, dass die Mitte des gekrümmten Stückes etwa 1,5—2 cm von der Spitze des Sprosses entfernt liegt. Der Krümmungsradius ist dabei ziemlich gross, 2—3 cm, und der Bogen dürfte $^1/_8$ Kreis selten überschreiten.

Viel kräftiger ist die epinastische Krümmung z. B. bei den sehr schief oder horizontal wachsenden Sprossen von Atropa Belladonna, einer Pflanze, welche sich deshalb zu Vorlesungsdemonstrationen eignet. Im Juli abgeschnittene Sprosse von 25—30 cm Länge aufrecht in hohe Cylindergläser so gestellt, dass der 8—10 cm lange Gipfel vertical herausragt, krümmen sich im Finstern in 10—15 Stunden so stark zurück, dass der 3—4 cm lange Gipfeltheil vollkommen horizontal wird, also bis zu der Lage, wo der Geotropismus seine maximale Wirkung erreicht. Auch bei allseitiger Beleuchtung und sogar dann, wenn die Ober- oder Unterseite etwas stärker beleuchtet wird, tritt diese Wirkung ein. Abgeschnittene Atropasprosse, in feuchten Sand horizontal so gesteckt, dass die eintretende epinastische Krümmung in horizontaler Ebene erfolgt (Flankenstellung), zeigen noch stärkere Krümmungen; die stärkste aber tritt ein, wenn man den Spross

---

1) Carl Kraus (Flora 1878, p. 366) sagt: »Die sogenannten hyponastischen Krümmungen sind nichts Anderes als Nachwirkungen des Geotropismus, die sogenannten epinastischen Folge der Belastung und ihrer Nachwirkung.« — Die obigen Auseinandersetzungen betreffs des Epheus und das früher über Marchantia Gesagte zeigen aber, dass in diesen Fällen die Epinastie eine »Nachwirkung« (wenn man so will) des Lichtes ist. Uebrigens ist der Ausdruck »Epinastie« eine Bezeichnung für einen durch Krümmung sich kundgebenden Zustand, der sehr verschiedenen Ursachen entspringen kann.

Digitized by Google

mit der Oberseite abwärts horizontal legt; die krümmungsfähige Stelle beschreibt jetzt (wie in Fig. 7 Taf. VI) einen jähen Bogen von 120—180°, so dass der Gipfeltheil wieder horizontal oder schief aufwärts zu liegen kommt, mit der Oberseite oben. Die Epinastie dieser Sprosse ist so gross, dass sie durch Geotropismus und Heliotropismus nur wenig verdeckt wird.

Die zweite Art der Krümmungen, welche man an den plagiotropen Epheusprossen beobachtet, sind die geotropischen; jedoch ist die Reaction gegen die Schwerkraft eine sehr unbedeutende und derjenigen sehr ähnlich, die ich an den schiefen (plagiotropen) Nebenwurzeln beschrieben habe[1]). Legt man eingewurzelte Sprosse sammt ihren Töpfchen im finstern Raume horizontal, so dass die Ober- oder Unterseite, oder auch eine Flanke abwärts gekehrt ist, so bemerkt man bei gebührender Rücksicht auf die gleichsinnige oder gegensinnige Wirkung der Epinastie in 1—2 Tagen eine immer ziemlich flach bleibende Krümmung der wachsenden Region, die einen Bogen von etwa $^1/_8$ bis $^1/_{10}$ eines Kreises von 3—4 cm Radius darstellt (Taf. VI Fig. 3). Im besten Falle wird die Spitze des Sprosses so weit aufgerichtet, dass sie gegen den Horizont um circa 45° geneigt bleibt; niemals sah ich sie vertical aufgerichtet; also eine ganz ähnliche Erscheinung, wie der geotropische Grenzwinkel bei den plagiotropen Nebenwurzeln, den ich mir (l. c. p. 621) durch die Annahme zu erklären suchte, dass die geotropische Wirkung rascher als der Sinus des Neigungswinkels ($\sin\gamma$) abnimmt; eine Annahme, die vorläufig auch für die Epheusprosse festgehalten werden kann.

Wird der Winkel γ (s. oben p. 240) kleiner als 45°, so scheint die Sinuscomponente der Schwere schon zu klein, um noch fernere Krümmung zu bewirken oder die in der Pflanze selbst liegenden Widerstände gegen die Krümmung zu besiegen. Es mag indessen diese Ansicht einer Bestätigung oder Widerlegung durch weitere experimentelle Untersuchung unterworfen werden.

Viel energischer krümmend als die Epinastie und der Geotropismus wirkt auf die plagiotropen Schwebesprosse des Epheus das gewöhnliche Tageslicht, wie es im Hochsommer bei heiterem Wetter gewöhnlich ist; nur von solchem Licht ist hier die Rede, da ich keine Gelegenheit hatte, mit bestimmt abgestuften Lichtintensitäten zu operiren. Die stärker beleuchtete Seite aufrecht befestigter Sprosse wird convex, der Gipfel richtet sich schief oder horizontal nach der schwächer leuchtenden Seite des Raumes hin. Die Krümmung wird aber erst nach 8—10 Tagen[2]), oft noch später

1) Vergl. diese »Arbeiten« Bd. I. p. 617 ff.

2) Dutrochet (Min. II. 68) löste einen Klettersprossdes Epheus vom Baumstamm ab, so dass der Gipfel um 1 Zoll von diesem entfernt war, und fand, dass er sich nach 6 Stunden wieder an diesen angelegt hatte; dies ist also bestimmt eine Wirkung der Epinastie und nicht des negativen Heliotropismus gewesen.

Digitized by Google

deutlich (vergl. Fig. 4 u. 5 Taf. VI) und braucht noch mehrere Tage, um ihr Maximum zu erreichen, d. h. dem nicht gekrümmten Gipfeltheil eine horizontale Lage zu geben (Fig. 6 Taf. VI); tritt dieser Zustand ein, so ist der Gipfel bereits soweit verlängert, dass die stark gekrümmte Stelle 5—8 cm von ihm entfernt liegt. Dieser negative Heliotropismus macht sich also viel langsamer, wenn auch mit grösserer Energie geltend, als die Epinastie und der Geotropismus. Ob diesem negativen Heliotropismus, der sich durch eine Krümmung entfernt vom Scheitel des Sprosses so langsam geltend macht, ein positiver Heliotropismus des jüngsten Gipfeltheils der Axe gegenüber steht, wie ich vor 13 Jahren angab, ist mir später zweifelhaft geworden. Man findet an Mauern angeschmiegte Klettersprosse, die bis zum äussersten Gipfel der Mauer fest anliegen; oft freilich bemerkt man auch das Sprossende abgehoben und concav auf der beleuchteten Aussenseite, aber immer sehr schwach; in vielen solchen Fällen ist aber die Axe selbst nur scheinbar gekrümmt; die Krümmung gehört vielmehr dem jüngsten Blattstiel, der scheinbar die Axe fortsetzt, und die Blattstiele des Epheus sind ja sehr stark positiv heliotropisch. Endlich giebt es wirklich Fälle, wo das letzte sichtbare Ende der Sprossaxe selbst ein wenig concav zum Licht gekrümmt ist. Diesen Beobachtungen gegenüber ist nun aber auch zu erwähnen, dass das hypocotyle Glied der Epheukeimpflanze anfangs sehr deutlich positiv heliotropisch ist und erst viel später negativ wird, dass hier also wirklich dasselbe Organ seine Reactionen verändert; es ist also wenigstens der Analogie nach nicht unmöglich, dass dies auch an den Axenenden der plagiotropen Sprosse so sein könnte und dass vielleicht nur die Dorsiventralität derselben das entsprechende Verhalten verdeckt. Ich wollte die Frage übrigens hier nur anregen und nicht entscheiden: für die Erklärung des Plagiotropismus dieser Sprosse ist sie ziemlich gleichgiltig. Obgleich bei dem Epheu die Verhältnisse sonst wesentlich anders liegen, als bei Marchantia, erklärt sich doch auch bei ihm das Verhalten der plagiotropen Sprosse aus dem Zusammenwirken der Epinastie, des Heliotropismus und Geotropismus.

Die an Stäben aufrecht befestigten Sprosse[1] mit frei überragenden, 8—10 cm langen Gipfelstücken befanden sich z. Th. im Freien an den Mutterpflanzen an einer 1 Meter hohen Mauer, über welche sie hinausragten, so dass das Ostlicht die Unterseite, das Westlicht die organische Oberseite traf; ich will sogleich erwähnen, dass sie sich alle nach Osten hin krümmten, obgleich die Epinastie für die entgegengesetzte Krümmung hätte entscheiden müssen; ich schliesse daraus, dass die westlich gekehrte

1) An diesen aufgerichteten Sprossen treten nach 15—20 Tagen immer Axelsprosse aus 3—5 jüngeren Blattscheiden hervor, die jüngsten 2—3 Blätter produciren, da ihre Internodien bald horizontal werden, keine; diese Axelsprosse wachsen oft sehr kräftig fort. Es ist dieses Verhalten sehr merkwürdig, da bei orthotropen Sprossen das Austreiben von Axelknospen dem entgegen durch Abwärtsbiegen begünstigt wird.

Digitized by Google

Bauchseite beträchtlich stärker beleuchtet wurde als die östlich gekehrte Rückenseite (frühere Lichtseite); denn wie wir sogleich sehen werden, sind alle Seiten des Sprosses negativ heliotropisch. — Eine bei Weitem grössere Zahl von Versuchen wurde jedoch mit in Töpfen eingewurzelten Sprossen an den Nord- und Südfenstern gemacht; hier krümmten sich alle Sprosse nach dem Zimmer zurück, bis sie horizontal wurden (Fig. 6 Taf. VI); es war dabei im Schlussresultat ganz gleichgiltig, ob die Bauchseite (Schattenseite, Wurzelseite) oder die Rückenseite (bisherige Lichtseite) nach aussen gekehrt, also dem stärkeren Licht ausgesetzt[1]) war (Fig. 4 u. 5 Taf. VI). Durch dieses Verhalten unterscheidet sich der plagiotrope Epheuspross ganz wesentlich von dem der Marchantia; wird der letztere auf der Unterseite beleuchtet, so wird diese concav und niemals tritt in diesem Falle eine Rückwärtskrümmung des Sprosses ein, weil eben der Marchantiathallus bei Beleuchtung der Wurzelseite entschieden positiv heliotropisch und eine Umkehrung der Dorsiventralität nicht möglich ist. Diese aber findet bei dem Epheu so vollständig statt, dass Sprosse, welche seit 3—4 Wochen auf ihrer früheren Wurzelseite beleuchtet sind, auf der früheren Rückenseite Wurzeln bilden (Fig. 6 Taf. VI), während die Blätter sich so zurückkrümmen, dass man an dem Spross gar nicht mehr sieht, dass er sich in einer seiner früheren gerade entgegengesetzten Lage befindet; dies tritt auch dann sehr schön hervor, wenn man horizontal schwebende Sprosse im Freien so tordirt und befestigt, dass die Oberseite nach unten sieht; binnen einigen Tagen haben alle Theile das Aussehen, als ob nichts geschehen wäre, und die frühere Lichtseite bildet (jetzt als Unterseite) Wurzeln. Die Dorsiventralität des Epheus ist also viel abhängiger von äusseren Einflüssen, zumal dem Licht, als die der Marchantia und der Selaginella, deren Umkehrung Pfeffer vergeblich versucht hat (Bd. I. p. 94).

§ 9. Erklärungsversuche.

Betrachten wir nun das Zustandekommen der plagiotropen Stellung der Epheusprosse als das Resultat des Zusammenwirkens der verschiedenen krümmenden Kräfte, indem wir zunächst von den aufrecht befestigten Sprossen ausgehen, so muss anfangs vorwiegend die geringe Epinastie mit dem negativen Heliotropismus der Ober- oder Unterseite in Action treten; später aber, wenn der Spross bereits eine schiefe oder horizontale Lage angenommen hat, muss ein Conflict zwischen Epinastie und negativem Heliotropismus einerseits und dem Geotropismus andererseits eintreten.

Am vertical aufgerichteten Spross kommt der Geotropismus zunächst kaum in Betracht, da wir oben sahen (§ 7), dass er schon bei einem Nei-

[1]) Einmal trat jedoch unter etwa 30 Fällen auch der ein, dass die beleuchtete Wurzelseite sich concav krümmte, statt convex.

Digitized by Google

gungswinkel von circa 45° unwirksam wird. Was die anderen beiden Kräfte betrifft, so handelt es sich zunächst darum, ob die Rückenseite oder die Wurzelseite des Sprosses stärker beleuchtet ist. Da das Licht jederzeit Convexität der von ihm längere Zeit hindurch getroffenen Seite, sei diese Bauch oder Rücken, bewirkt, da andererseits die Epinastie immer nur die Rückenseite convex zu machen sucht, so muss der Erfolg verschieden ausfallen, je nachdem bei sonst ganz gleichen Verhältnissen die Rückenseite oder die Bauchseite beleuchtet wird. Die Verschiedenheit zeigt sich darin, dass diejenigen Sprosse, welche auf der Bauchseite beleuchtet sind, um 3—4 Tage später ihre negativ heliotropische Krümmung zeigen, als die entgegengesetzt orientirten, wenn alle Sprosse neben einander an demselben Fenster stehen; denn bei jenem muss der negative Heliotropismus die Epinastie überwinden, bei diesen wird er von ihr unterstützt. Dies tritt besonders dann hervor, wenn die Beleuchtungsdifferenz der Bauch- und Rückenseite eine geringe ist (im Freien); dann bemerkt man in den aufgerichteten Sprossen nach 15—20 Stunden eine deutliche epinastische Krümmung der Rückenseite; diese verschwindet nach 2—3 Tagen, der Spross wird ganz gerade und erst nach abermals 4—5 Tagen tritt die entgegengesetzte negativ heliotropische Krümmung ein, die nun stetig fortschreitet[1]).

Ob die rechte und linke Flanke der Sprosse heliotropisch weniger empfindlich ist als die Bauch- und Rückenseite, habe ich nicht untersucht; dass aber der Spross in Richtung der Medianebene sich leichter krümmt als in der die Flanken verbindenden Ebene, könnte auch daher rühren, dass er in jener Richtung dünner ist als in dieser, und jede krümmende Kraft wirkt nach Massgabe des Durchmessers in Richtung der Krümmungsebene. Diesem Umstand, verbunden mit der Epinastie, dürfte es zuzuschreiben sein, dass vertical gestellte Sprosse, wenn sie mit einer Flanke dem Licht ausgesetzt sind, sich nicht einfach nach der Schattenseite hinkrümmen, sondern schief, so dass die Rückenseite schief nach aussen (dem Fenster zu) gewendet ist. Im weiteren Verfolg nehme ich auf dieses Verhalten keine Rücksicht und betrachte nur die Fälle, wo das Licht in der Medianebene des Sprosses einfällt und diese zugleich die Krümmungsebene ist.

Sobald in Folge der negativen heliotropischen Krümmung der wachsende Sprosstheil eine Neigung von circa 45° gegen den Horizont bekom-

---

1) Ich habe früher (Flora 1873, p. 327) gezeigt, dass die negative geotropische Krümmung orthotroper Sprosse mit der Zeit am Spross rückwärts schreitet, indem zuerst die raschest wachsende Stelle, zuletzt aber die langsamst wachsende die stärkste Krümmung hat; die negativ-heliotropische Krümmung der Epheusprosse (Fig. 4 Taf. VI) steigt dagegen, wie ich einigemal bemerkte, mit der Zeit weiter aufwärts, was jedoch näher zu untersuchen bleibt.

Digitized by Google

men hat, muss der negative Geotropismus mit ins Spiel treten; anfangs wird er noch sehr gering wirken, je mehr aber der Spross in Folge des Heliotropismus in die horizontale Lage hinabgedrückt wird, desto grösser wird der geotropisch wirksame Winkel γ, und wenn endlich der Spross horizontal geworden ist, wirkt der Geotropismus mit seinem Maximum der Lichtkrümmung entgegen. Unter dem Einfluss hellen Tageslichts am Fenster, wo die Richtung des wirksamen Strahls circa 45° gegen den Horizont sein mag, stellt sich nun der Epheuspross horizontal (Fig. 6 Taf. VI) und behält diese Lage so lange, bis durch sein Längenwachsthum die Belastung des freischwebenden Theils gross genug wird, diesen herabzubiegen; letzteres Moment mag hier als selbstverständlich und unwesentlich auf sich beruhen [1].

Fragen wir uns nun, warum der Spross Fig. 6 Taf. VI in horizontaler Richtung ohne weitere Krümmung gerade aus fortwächst; warum tritt nicht z. B. am Gipfel abermals eine negativ heliotrope Krümmung ein, die ihn schief hinabdrückt? Denn dass dieser Gipfel auch jetzt noch negativ heliotropisch ist, erfährt man sofort, wenn man ihn aufrichtet. Es muss also am horizontalen Gipfel eine Kraft vorhanden sein, die ihn gerade so stark aufwärts krümmt, wie der negative Heliotropismus ihn abwärts krümmt; da beide sich das Gleichgewicht halten, wächst der Spross horizontal und gerade aus. Nun aber ist die Richtung des heliotropisch wirkenden Strahles eine schiefe, der Einfallswinkel des Strahles ist circa 45° (vgl. Fig. 10) und das Licht wirkt also nur mit der Componente $H \sin 45°$, während die Schwerkraft den Spross rechtwinkelig trifft, also mit der vollen Kraft G wirkt. Daraus folgt, dass der Plagiotropismus bei den Epheusprossen auf entgegengesetzte Weise seine Gleichgewichtslage erreicht, wie bei Marchantia; dort fanden wir, dass bei gewöhnlichem Tageslicht der ganze Werth H nöthig war, um der Kraft $G \sin 45°$ das Gleichgewicht zu halten; hier bei dem Epheu dagegen hält $H \sin 45°$ dem ganzen G das Gleichgewicht [2]; oder mit anderen Worten, bei Marchantia ist der Geotropismus stärker als die Empfindlichkeit für Licht, bei dem Epheu dagegen umgekehrt der Heliotropismus stärker als der Geotropismus. Natürlich gilt diese relative Maassbestimmung zunächst nur für gewöhnliches Tageslicht im Hochsommer.

Bei den soeben gemachten Erwägungen wurde die Epinastie, welche

---

1) Dass es sich bei dieser Abwärtskrümmung unter den obwaltenden Umständen nicht um eine Lichtwirkung handelt, zeigt sich, wenn man eine Pflanze mit horizontalem Gipfel so dreht, dass dieser hinaussieht, dem Freien zugekehrt ist. Er nimmt dann ganz dieselbe Neigung zum Horizont an, wie die dem Zimmer zugekehrten, obgleich bei ihm der sin λ wächst, bei diesen dagegen kleiner (selbst Null) wird.

2) Ich bemerke nochmals, das die Grösse des Winkels 45° nur eine ungefähre ist, und nicht auf genauer Messung beruht.

Digitized by Google

hier überall den negativen Geotropismus unterstützt, nicht weiter in Rechnung gezogen, theils weil ihre krümmende Wirkung ohnehin nur unbedeutend ist, und andererseits deshalb, weil nach dem früher Gesagten die Epinastie ebenso wie der negative Heliotropismus eine Lichtwirkung ist und es mir darauf ankam, die letztere in ihrem Verhältniss zum Geotropismus klarzulegen. Geradeso wie bei Marchantia wird es aber auch hier weiteren experimentellen Forschungen vorbehalten bleiben müssen, die Zahlenwerthe zu bestimmen, aus denen die Gleichgewichtslage der geradeaus wachsenden Sprosse berechnet werden kann.

Dass sich die Klettersprosse des Epheus Mauern, Felswänden, Bäumen u. s. w. so fest anschmiegen, wie sie es wirklich thun, findet die einfache Erklärung wohl darin, dass der negative Heliotropismus und die Epinastie hinreichen würden, dem Gipfeltheil eine nahezu horizontale Lage zu geben; ist nun die Stütze vertical oder nur wenig schief, so wird die entsprechende rückwärts krümmende Kraft des Sprosses als Druck auf die Stütze sich geltend machen. Wären die Klettersprosse des Epheus stärker geotropisch, als sie es wirklich sind, dann würden sie sich in Folge ihres Geotropismus vertical zu stellen suchen und die Folge wäre die, dass an etwas abgeböschten Felswänden und schiefen Baumstämmen die Klettersprosse sich ablösen oder lockern müssten; dass dies nicht geschieht, beweist von Neuem, dass der Geotropismus dieser Sprosse überhaupt gering ist und erst dann merklich wird, wenn der Winkel γ eine beträchtliche Grösse erreicht. Die Thatsache dagegen, dass Klettersprosse (wenn sie nicht durch ihren axillären Ursprung schief [1]) sind) ihre Flanken an einer senkrechten Mauer meist sehr genau vertical stellen, zeigt, dass sie in Richtung der Flanken entweder stärker geotropisch sind, als in Richtung der Medianebene, oder dass hier der ebenfalls geringe Geotropismus durch den Heliotropismus und die Epinastie nicht behindert wird. Von dieser Alternative möchte ich die letztere Annahme für wahrscheinlicher halten, da eingewurzelte Schwebesprosse, horizontal auf die Flanke gelegt, im Finstern ebenfalls nur bis zu circa 45° aufwärts gekrümmt werden, also auch an den Flanken nur schwach heliotropisch sind.

Wenn man, wie doch wahrscheinlich, annehmen darf, dass mit steigender Lichtintensität auch die Kraft des negativen Heliotropismus wächst, so würde dann auch folgen, dass die Festigkeit oder der Druck, mit welchem die Klettersprosse sich einer Mauer anschmiegen, um so grösser werden muss, je intensiver die Beleuchtung ist.

---

1) Betreffs dieser Schiefheit der Axelsprosse vergl. die Bemerkung oben p. 260.

Digitized by Google

§ 10. Tropaeolum majus.

Wie ich schon 1865 (Handb. der Exper. Physiologie p. 41) angab, ist der Keimstengel dieser Pflanze (das epicotyle Glied) entschieden positiv heliotropisch; am Fenster cultivirt, krümmt er sich concav nach aussen; bleiben die Pflanzen im Sommer unverrückt stehen, so krümmt sich später dasselbe Axenglied, sowie die darauf folgenden ersten Internodien convex nach aussen; es folgt also auf den positiven Heliotropismus, ähnlich wie beim Epheu, der negative, und wie bei jenem wird damit auch sofort der plagiotrope Wuchs eingeleitet. Der durch das Licht hervorgerufene Plagiotropismus greift hier aber weniger tief ein in die innere Organisation des Sprosses; dieser wird nicht, wie beim Epheu, bilateral mit zweireihiger Blattstellung, sondern diese bleibt radiär, auch wenn die Sprossaxen vollständig plagiotrop geworden sind. Auf das erste gegenständige Laubblattpaar der Keimpflanze folgt ein zweites, damit gekreuzt; mit dem fünften Laubblatt aber setzt sich die radiäre Blattstellung spiralig mit $^2/_5$ Divergenz fort; diese letztere ist nicht nur an der Knospe kenntlich, sondern bleibt es auch bei horizontal liegenden oder an Mauern angeschmiegten Sprossen; hier tritt nicht, wie bei Cucurbita (s. unten), eine Torsion der wachsenden Internodien ein, wodurch die spiralige Blattstellung in eine zweireihige übergeht. Der Plagiotropismus von Tropaeolum ist einfach Folge des negativen Heliotropismus radiärer Sprosse.

Bei zahlreichen, an Fenstern cultivirten Pflanzen erfolgt die negativ heliotropische Krümmung immer so, dass der Hauptspross nach dem Zimmer hin gerichtet wird, ohne aber ganz horizontal zu werden, offenbar ist der negative Geotropismus stark genug, dies zu verhindern. Im Freien dagegen, bei grösserer Lichtintensität, besiegt der negative Heliotropismus den Geotropismus; die Sprosse legen sich, sofern sie unbeschattet sind, fest auf die horizontale Erde oder, bei am Spalier erzogenen Pflanzen, an die Mauer. Entwickeln sich dagegen die Seitensprosse unter dem Schatten der Blätter, so streben sie aufwärts; ebenso bleiben am Fenster cultivirte Exemplare bei schwacher Beleuchtung (im Herbst) positiv heliotropisch, dem Licht zugeneigt.

Wir haben hier also ein ähnliches Verhalten wie bei Marchantia, wo der Plagiotropismus ganz wesentlich von der Intensität des Lichtes abhängt. Der grosse Unterschied liegt aber darin, dass bei Marchantia die einmal als organische Lichtseite ausgebildete Seite unverändert dieselbe bleibt, während bei Tropaeolum jede beliebige Seite der Axe bei intensiver Beleuchtung zur organischen Lichtseite oder Oberseite werden kann, indem sie sich dem Lichte convex entgegenkrümmt und die Schattenseite zur Bildung von Wurzeln disponirt wird. Marchantia verhält sich dem intensiven Licht gegenüber wie harter Stahl gegenüber einem Magneten; er wird durch den Einfluss desselben zu einem dauernden Magneten mit bestimmt fixirten

Digitized by Google

Polen; Tropaeolum dagegen verhält sich zum Licht, wie weiches Eisen zum Magneten; dieses nimmt unter dem momentanen Einfluss des Letzteren zwar eine bestimmte Polarität an, die aber sofort wieder verschwindet, wenn dieser Einfluss aufhört. Dreht man einen am Fenster stehenden Topf mit negativ heliotropischem Tropaeolum um seine Axe, so dass der Spross seine bisherige Schattenseite dem Licht zukehrt, so behält zwar der ausgewachsene Stammtheil seine Krümmung, die jüngeren noch wachsenden Internodien jedoch werden jetzt convex nach aussen, die Knospe richtet sich abermals nach dem Zimmer (Schattenseite) hin und die ganze Sprossaxe wird somit *S* förmig.

Dass die Empfindlichkeit der Tropaeolumsprosse gegen das Licht nicht so gross ist, wie bei dem Epheu, scheint aus der Thatsache zu folgen, dass, wenn beide Pflanzenarten an demselben Fenster stehen, die Epheusprosse ganz horizontal werden, die von Tropaeolum dagegen nur eine Rückwärtsneigung von circa 45^0—30^0 annehmen, offenbar weil bei ihnen das Gleichgewicht schon dann eintritt, wenn der Geotropismus nicht mit seiner vollen Kraft G, sondern mit einer Componente $G \sin \gamma$ einwirkt, was natürlich auch hier nur für die mittlere Intensität gewöhnlichen Tageslichts im Sommer gilt. Bei trübem Herbstwetter verschwindet sogar der negative Heliotropismus der Tropaeolumstengel ganz, während die von Hedera fortfahren, sich nach dem Zimmer hin zurückzukrümmen.

§ 11. Cucurbita Pepo

hat im Gegensatz zu Hedera nur plagiotrope Laubsprosse; orthotrop sind von oberirdischen Theilen nur hypocotyles Glied, Blüthen- und Blattstiel. Das hypocotyle Glied ist anfangs entschieden positiv heliotropisch; ob es später auch negativ werden kann, habe ich zu notiren versäumt. Auf die beiden Cotyledonen folgt auch hier sofort ein median hinteres und auf dieses etwas höher ein median vorderes Laubblatt, worauf zwei ebenfalls in verschiedener Höhe inserirte Blätter in der Insertionsebene der Cotyledonen folgen, von wo aus die Blattstellung der Knospe sich ungefähr in $^2/_5$ Divergenz fortsetzt.

Im Freien beobachtet man nun, dass oberhalb der Cotyledonen, wenn die ersten 3—4 gekreuzten Laubblätter fast entwickelt sind, plötzlich eine scharfe Abwärtskrümmung eintritt, deren Krümmungsebene keinerlei gesetzliche Beziehung zur Stellung der Cotyledonen erkennen lässt, also durch äussere Einflüsse, wahrscheinlich durch Licht, bestimmt ist. Der Grad der Krümmung hängt wesentlich von der Energie des Wachsthums ab, in Töpfen (im Freien) eingewurzelte Exemplare, die immer schwach wachsen, brauchen lange Zeit, um diese Krümmung nur unvollkommen zu zeigen; die im freien Land eingewurzelten, sehr kräftig wachsenden Pflanzen vollenden sie in wenigen Tagen so, dass der Anfangs verticale Spross die horizontale Lage auf der Erde annimmt.

Digitized by Google

Die hervorstechende Eigenthümlichkeit von Cucurbita gegenüber dem Epheu und Tropaeolum liegt nun darin, dass der plagiotrope Stamm, soweit er aus erwachsenen Internodien besteht, zweireihig alternirend beblättert erscheint; eine Blattreihe entspringt seitlich schief unten, die andere schief oben am liegenden Stamm. Die Knospe aber ist keineswegs bilateral gebaut; ihre Blätter, soweit sie mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind, stehen rosettenförmig nach allen Seiten, ungefähr der $^2/_5$-Divergenz entsprechend.

Es muss also nothwendig eine Torsion der Internodien stattfinden während der Zeit, wo die Blätter aus der radiären Knospenlage in die bilaterale Stellung am entwickelten Stamm übergehen. An den wenig hervortretenden Kanten der Internodien ist diese Torsion aber nicht zu bemerken; auch braucht der Werth derselben nur ganz gering zu sein, da zur Umwandlung der $^2/_5$-Divergenz in die $^1/_2$-Stellung die Torsion jedes Internodiums nur $^1/_{10}$ des Stammumfanges zu betragen braucht.

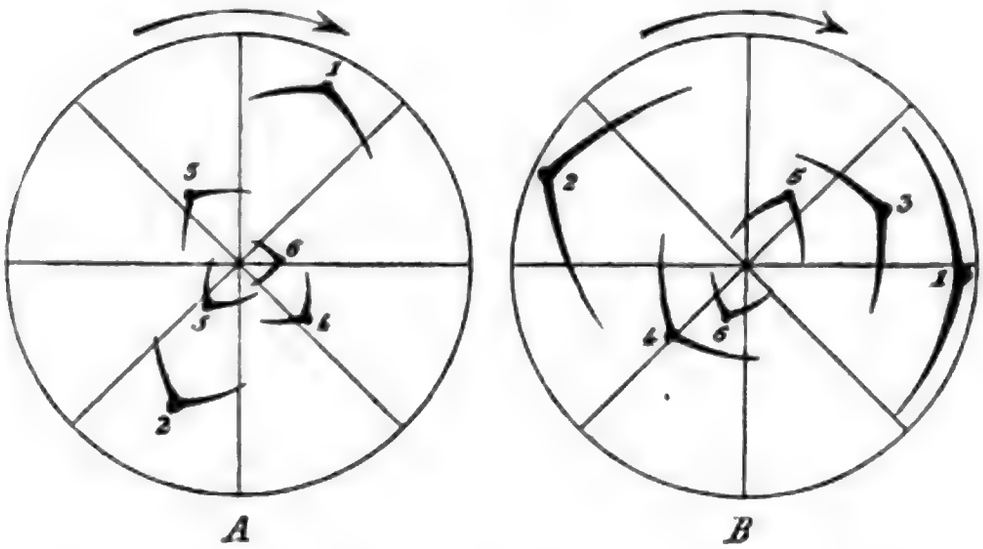
Die Strecke des Stammgipfels, an welcher sich diese Torsionen vollziehen, beginnt schon in der Knospe selbst und setzt sich rückwärts auf eine Länge von 8 — 12 cm fort. Der Uebergang aus der radiären in die bilaterale Stellung der Blätter ist mit einem entsprechenden Uebergang aus der orthotropen in die plagiotrope Lage der Axe verbunden, wobei auffallende Nutationsbewegungen dieser Region sich vollziehen. Jeder kräftig wachsende Kürbisspross endigt in einen Gipfeltheil, der sich vielleicht am anschaulichsten mit Hals und Kopf eines Pferdes vergleichen lässt; der Halstheil steigt schief oder vertical empor, die Knospe selbst (dem Pferdekopf entsprechend) nickt abwärts. Die so gekrümmten Gipfeltheile verändern aber ihre Lage und Krümmung fortwährend; diese Nutationen erfolgen so, dass man sie vielleicht am anschaulichsten mit den Bewegungen eines Pferdes vergleichen kann, wenn es den Kopf bald in die Höhe wirft, bald senkt, ihn dabei bald rechts, bald links richtet; freilich sind diese Nutationen nicht rasch, was dort in einigen Secunden geschieht, braucht hier immer mehrere Stunden. Diese durch das Wachsthum vermittelten Nutationen muss man sich so vorstellen, dass jede Querscheibe, z. B. jede solche, auf der ein Blatt sitzt, anfangs in der hängenden Knospe, dann auf dem Genick, später am Halse selbst, und endlich am horizontalen Theil des Stammes sich befindet, wobei die Querscheibe um ihre eigene Axe eine Drehung erleidet. Diese Drehung schreitet aber nicht einfach in einer Richtung fort, um das betreffende Blatt aus der $^2/_5$-Stellung in die $^1/_2$-Stellung überzuführen, vielmehr ist die Bewegung eine um die Axe hin- und her pendelnde, bis die das Blatt tragende Scheibe so zur Ruhe kommt, dass es gerade die alternirend zweireihige Stellung der älteren Blätter weiter fortsetzt. Diese Pendelbewegungen eines mit Zeichen versehenen Knospenblattes können an heissen Sommertagen im Laufe einiger Stunden Excursionen von 90° machen; liegt die Stammaxe von Ost nach

Digitized by Google

West, so kann das betreffende Blatt um 1 Uhr nach Süd, um 4 Uhr nach Nord zeigen, dann ganz oder theilweise zurückgehen u. s. w. Diese Bewegung ist aber nicht etwa durch Krümmungen des jungen Blattstiels bewirkt; dieser zeigt nur eine nach und nach fortschreitende epinastische Rückwärtskrümmung, wie sie der Entfaltungsbewegung des Blattes entspricht. Vielmehr können die pendelnden Schwingungen des Blattes nur durch Torsionen der Internodien bewirkt werden. Dass diese ganze aus Schwingungen und Drehungen zusammengesetzte Bewegung des Gipfels aber unter dem regulirenden Einfluss des Lichtes steht, folgt ohne Weiteres aus der Wahrnehmung, dass sie unterbleibt an étiolirten Sprossgipfeln, welche man erhält, wenn die Knospe einer kräftigen grünen Pflanze durch ein Loch in einen finsteren Raum geleitet wird, wo die Knospentheile vergeilend fortwachsen.

Ich habe an vier Topfpflanzen im Zimmer und an einer sehr grossen Pflanze im Garten die Bewegungen, durch welche die Blätter aus der rosettenartigen Knospenstellung in die zweireihige des horizontalen Stammes übergehen, im Juli genauer studirt; indem ich je ein oder zwei der jüngsten, in der Knospe noch zu erreichenden Blätter mit Marken oder Zeigern versah und dann die Stellung derselben nach je 2—6 Stunden (am Tage) sorgfältigst mehrere Tage lang notirte. Da es mir hierbei nur auf die Drehungen um die Axe ankam, so suchte ich die veränderten Stellungen durch wiederholt aufgezeichnete Diagramme zu fixiren, die so entworfen wurden, dass ich in die Knospe von vorn hineinsah und die Blätter durch ideale Querschnitte im Diagramm verzeichnete. Auf diese Art sind die hier nachstehenden Holzschnittbilder Fig. 8 gewonnen. Die Kreistheilung in $^1/_8$-Kreise soll nur zur besseren Orientirung dienen, und die Pfeile die

Fig. 8.



neben den Pendelbewegungen fortschreitende Richtungsänderung der Blätter bezeichnen; diese ist bei verschiedenen Knospen verschieden, bei einer und derselben aber constant nach links oder nach rechts. Das Dia-

Digitized by Google

gramm *A* ist am 24. Juli entworfen, das *B* am 31. Juli, während welcher Zeit die mit gleichen Nummern versehenen Blätter der Knospe aus der in *A* angedeuteten Lage in die von *B* übergegangen sind; in *B* hat Blatt 1 bereits seine definitive Lage am zweireihig beblätterten Stamm eingenommen.

In gewissem Sinne, wenn auch nur entfernt, erinnert dieser Uebergang der Kürbissprosse aus radiärer Knospenstructur in den bilateralen Bau des fertigen Stammes an das Verhalten der horizontalen Sprosse mit decussirter Blattstellung vieler Pflanzen, wo die Internodien abwechselnd nach rechts und links gedreht werden, um endlich alle in einer Ebene zweireihige Blattstellung zu bilden (vergl. DE VRIES, diese »Arbeiten« I. p. 273).

III.

Einige allgemeine Betrachtungen über die Anisotropie im Pflanzenreich.

§ 12. Allgemeine Bedingungen des orthotropen und plagiotropen Wuchses.

Soweit die bisher noch immer sehr spärlichen Untersuchungen über die Anisotropie im Pflanzenreich ein Urtheil ermöglichen, kommen bei der Frage, ob und warum ein gegebenes Organ orthotrop oder plagiotrop sei, zwei Kategorien von Ursachen in Betracht: einerseits die innere Structur und die ihr entsprechende Empfindlichkeit für äussere Eindrücke, und andererseits die Art, wie die äusseren Kräfte einzeln oder in Combination wirken.

Betreffs der inneren Structur sind vor Allem als Extreme die beiden Fälle des streng radiären Baues und der Dorsiventralität zu unterscheiden. Mit dem radiären Bau hängt die Eigenschaft des Organs zusammen, dass es allseitig um seine Wachsthumsaxe den äusseren Kräften gegenüber gleichartig und gleichstark reagirt; mit dem dorsiventralen Bau die Eigenschaft, dass das Organ auf zwei entgegengesetzten Seiten gegen gleichartige und gleichgrosse äussere Kräfte verschieden reagirt.

Gewöhnlich (aber nicht immer) führt der radiäre Bau und die allseitig gleiche Reactionsfähigkeit des Organs dahin, dass es orthotrop wird. So ist es im einfachsten Falle, wo der Geotropismus allein wirkt, bei Hauptwurzeln und manchen vertical abwärts gerichteten Rhizomen (Yucca, Cordyline) in der Erde (ohne Licht). Aber selbst in diesem einfachen Falle, wo der Geotropismus allein einwirkt, kann ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ plagiotrop sein, wenn der Geotropismus nur so lange wirkt, bis das Organ einen bestimmten Winkel (den geotropischen Grenzwinkel) mit der Verticalen macht, wie dies bei den schief wachsenden Nebenwurzeln von mir bewiesen wurde.

Digitized by

Unterliegt nun aber ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ dem Licht und der Schwere zugleich, so sind verschiedene Combinationen von Heliotropismus und Geotropismus möglich, und davon hängt es ab, ob das Organ orthotrop oder plagiotrop wird. Nehmen wir, sofern es sich um oberirdische Organe handelt, den Geotropismus ein für alle mal als negativ an, so bieten sich folgende Fälle dar: Der Geotropismus ist für sich allein so stark, dass er das Organ vertical richtet (der gewöhnliche Fall), oder nur so, dass er ihm eine schiefe Stellung giebt (Epheu). In jedem dieser beiden Fälle aber kann das Organ positiv oder negativ heliotropisch sein, und ferner kann in jedem dieser Fälle der resultirende Lichtstrahl vertical oder schief sein und in allen Fällen kommt endlich die Lichtintensität in Betracht, von der es z. B. abhängt, ob eine Marchantia breit und plagiotrop, ob ein Tropaeolumspross positiv oder negativ heliotropisch ist. Man kann für die hieraus sich ergebenden Combinationen die Fälle construiren, wann plagiotroper oder orthotroper Wuchs eintreten muss. Ich will jedoch nur die wenigen Fälle erwähnen, wo die wirkenden Ursachen direct beobachtet sind. Die entschieden senkrecht wachsenden Keimstengel und Blüthensprosse erlangen ihre verticale Stellung im Freien, wenn sie von keiner Seite her beschattet sind, weil sie so auf allen Seiten ihrer Längsaxe von nahezu gleich starkem Licht getroffen und von gleichen Gravitationswirkungen afficirt werden. Da diese Organe allseitig gleiche Reactionsfähigkeit haben, d. h. allseitig gleichen Geotropismus und allseitig gleichen Heliotropismus besitzen, so ist die Verticale ihre Gleichgewichtslage; so lange sie sich in dieser befinden, ist keine Ursache zu einer Krümmung vorhanden. Diese kann aber eintreten, wenn das Organ von der einen Seite her stärker als von der anderen beleuchtet wird; in diesem Falle wird die neue Gleichgewichtslage nicht nur von dem Winkel, den die resultirende Lichtwirkung mit der Schwere bildet, sondern auch von dem Verhältniss abhängen, in welchem der specifische Heliotropismus zum specifischen Geotropismus steht. Die Intensität des Lichtes ist bei derartigen Organen insofern gleichgiltig, als sie bei jeder Intensität desselben positiv heliotropisch bleiben, im Gegensatz zu Marchantia und Tropaeolum. In diesem Falle wächst ein Organ nur zufällig schief und wird kaum als plagiotrop im entschiedeneren Sinne zu betrachten sein. Dagegen wird ein Organ wirklich plagiotrop, wenn es zugleich negativ heliotropisch und negativ geotropisch ist; der negative Heliotropismus sucht es (auch wenn allseitig gleiche Empfindlichkeit besteht) abwärts, der negative Geotropismus aufwärts zu richten, sobald das Organ durch einen Zufall, durch eine Nutationsbewegung etwa, aus der Verticalen abgelenkt worden ist; je nach der specifischen Empfindlichkeit für Schwere und Licht und je nach der Intensität und Richtung des letzteren wird das Organ eine zum Horizont schiefe oder auch horizontale Gleichgewichtslage erlangen und in dieser geradeaus fortwachsen.

Digitized by Google

Man sieht aus den voranstehenden Betrachtungen, dass die radiäre Structur und die allseitig gleiche Empfindlichkeit eines Organs die erste und wichtigste Bedingung des Orthotropismus ist, dass es aber trotzdem noch von anderen Bedingungen abhängt, ob es wirklich orthotrop oder plagiotrop wird. Beachtet man ferner, dass die allseitig gleiche Empfindlichkeit für positiven Heliotropismus und Geotropismus zugleich ein merkwürdiges Zusammentreffen ist, dass offenbar eine mehr oder minder grosse Verschiedenheit verschiedener Seiten des Organs viel wahrscheinlicher ist, und dass diese nothwendig zum Plagiotropismus führt, so leuchtet ein, dass es viel mehr plagiotrope als orthotrope Organe geben muss, wie es ja auch thatsächlich geschieht; schon der seitliche Ursprung aus einem kräftig wachsenden Muttersprossist im Allgemeinen mit einer Neigung zur Dorsiventralität oder geradezu mit entschiedener Dorsiventralität verbunden und führt dann zum Plagiotropismus.

Ist ein Organ so gebildet, dass es auf der einen Seite anders als auf der gegenüberliegenden gegen äussere, das Wachsthum beeinflussende Kräfte (Licht, Schwere, Berührung, Feuchtigkeit) reagirt, so kann es, auch wenn diese Kräfte einzeln oder combinirt in derselben Richtung wirken, nicht in derselben Richtung seine Gleichgewichtslage finden und geradeaus wachsen; vielmehr wird es sich zu jener Richtung schief oder selbst rechtwinkelig stellen. So verhalten sich, wie oben gezeigt wurde, die breiten Thalluslappen der Marchantien und andere niedere Kryptogamen; ebenso die grosse Mehrzahl der Laubblätter mit verschieden organisirter Ober- und Unterseite. Ein dorsiventrales, daher plagiotropes Organ kann stielrund sein, es genügt, dass es auf verschiedenen Seiten verschieden reagirt; in den typischen Fällen ist es aber flach, blattartig ausgebreitet. In diesem Falle kann, wie oben dargestellt wurde, das dorsiventrale und plagiotrope Organ in ein radiäres und orthotropes umgewandelt werden, wenn es sich so einrollt, dass die eine Fläche nun die Oberfläche der Rolle bildet, weil in diesem Falle das Organ allseitig gleichartig auf äussere Einflüsse reagirt. Denn der wesentliche Charakter der orthotropen Organe liegt darin, dass jedem Radius des Querschnitts ein symmetrisch gleicher Radius entspricht, so dass äussere gleiche Kräfte auf entgegengesetzten Seiten nothwendig auch gleiche Wirkung ausüben. In diesem Falle muss das radiär-gebaute Organ sich so stellen, dass es allseitig von seiner Längsaxe von gleichen Kräften getroffen wird, um im Gleichgewicht zu sein und geradeaus fortwachsen zu können.

Wie ein plagiotropes Organ durch Einrollung orthotrop werden kann, so kann umgekehrt ein orthotropes durch Entrollung (durch Flachwerden) den dorsiventralen Charakter zur Geltung bringen, wie es bei vielen in der Knospe eingerollten Laubblättern durch Entrollung bei der Entfaltung geschieht. Gelänge es, einen orthotropen Stengel so aufzuschlitzen und dann flach auszubreiten, dass ohne Gefährdung des Lebens die bisherige

Digitized by Google

Aussenseite die eine Fläche des ganzen, die bisherige Innenseite (des hohl gedachten Organs) die andere Fläche bildete, so hätte man ein dorsiventrales Organ, welches gegen äussere Kräfte beiderseits anders reagiren, sich wie ein plagiotropes verhalten müsste. Etwas dem Entsprechendes bieten in der That sogar die Längshälften eines aufrechten Stengels, wenigstens insofern sie geotropisch verschiedene Krümmungen annehmen, je nachdem sie mit der Schnittfläche oder der Oberfläche abwärts horizontal gelegt werden.

Da nun also die Frage, ob ein Organ plagiotrop oder orthotrop sein werde, davon abhängt, ob es dorsiventral oder radiär gebildet ist, so wird bei weiterer Verfolgung der Causalreihe zunächst zu untersuchen sein, von welchen Ursachen die dorsiventrale oder radiäre Structur des Organs selbst abhängt. Es zeigt sich nun, dass diese Ursachen in manchen Fällen erkannt, in anderen bis jetzt nicht erkannt sind. Sofern es sich um die erkennbaren handelt, sind aber zunächst zwei Kategorien zu unterscheiden: die Ursachen der Dorsiventralität sind entweder äussere oder innere.

§ 13. Aeussere Ursachen der Dorsiventralität

sind bis jetzt nur in sehr wenigen Fällen constatirt; so zeigte Pfeffer (diese »Arbeiten« I p. 92), dass die Berührung mit einem festen Körper oder auch die längere Zeit fortgesetzte Einwirkung der Schwere von der einen Seite her darüber entscheidet, welche Seite der bilateralen, aber noch nicht dorsiventralen Brutknospe von Marchantia zur Wurzelseite wird; davon hängt es dann ab, welche Seite des ersten und aller folgenden Sprosse sich als Wurzelseite constituirt.

Ich habe ferner im Vorhergehenden dargethan, dass die stärkere Beleuchtung von der einen Seite her bei hinreichend langer Dauer darüber entscheidet, welche Seite des anfangs radiären Sprosses von Epheu und Tropaeolum zur Rücken- und Bauchseite werden soll, wobei freilich der Unterschied hervortritt, dass bei Marchantia (und Selaginella) die einmal bei der Keimung durch äussere Kräfte hervorgerufene Dorsiventralität eine durchaus bleibende ist, während beim Epheu dieselbe an jedem wachsenden Sprossende umgekehrt werden kann.

Aus Leitgeb's Untersuchungen an Lebermooskeimen sowie meinen oben erwähnten Sporen-Aussaaten von Marchantia scheint hervorzugehen, dass das Licht die Dorsiventralität der Keimscheiben verschiedener Lebermoose bestimmt. In all diesen Fällen dürfte aber, wie bei den aus Brutknospen erwachsenen Marchantien und bei den Sprossen von Selaginella, die einmal hervorgerufene Dorsiventralität eine unveränderliche sein. Dagegen werden soeben (botan. Zeitung 1878, p. 771) von Bauke merkwürdige Beispiele der Veränderung der Dorsiventralität durch eine äussere Einwirkung beschrieben. »Der fortwachsende Scheitel richtet sich bei

Digitized by Google

Prothallien von Lygodium, zumal bei älteren, nicht selten senkrecht nach oben. Sobald nun dieser Fall eintritt, erscheinen regelmässig die bisher auf die Unterseite des Vorkeims beschränkten Rhizoiden auch auf der nun senkrechten bisherigen Oberseite, mag dieselbe dem Licht zu- oder abgekehrt sein. Ferner: alte, wuchernde Prothallien von Balantium antarcticum haben die Eigenthümlichkeit, dass bei ihnen nicht nur eine derartige Aufrichtung des fortwachsenden Scheitels verbreitet ist, sondern dass der letztere sich auch leicht wieder abwärts richtet und dass die Aufwärtskrümmung sich auf diese Weise öfter wiederholen kann. Hier tritt nun mit grosser Schärfe nicht nur der für Lygodium soeben beschriebene Vorgang ein, sondern es zeigt sich auch, dass, sobald der Scheitel sich nach rückwärts umbiegt, wie es oft vorkommt, — wobei natürlich die ehemalige Unterseite zur Oberseite wird und umgekehrt, — die Bildung von Rhizoiden an der ehemaligen Unterseite allmälig ganz aufhört und nunmehr nur auf die ehemalige Oberseite beschränkt bleibt. Hieraus folgt also, dass die Bilateralität (Dorsiventralität) des Prothalliums von Balantium und wahrscheinlich des Farnprothalliums überhaupt keine inhärente ist. Wie die Rhizoiden, verhalten sich auch die Archegonien; immer treten diese mit jenen zusammen auf, resp. verschwinden, wenn jene aufhören. — Die Dorsiventralität dieser Prothallien scheint also ähnlich, wie die des Epheus, an dem fortwachsenden Theil durch äussere Einwirkungen verändert, selbst umgekehrt zu werden.

Dass aber neben der äusseren Ursache immer noch eine bestimmte innere Disposition vorhanden sein muss, welche es erst ermöglicht, dass jene auf die innere Organisation so einwirkt, dass eine Verschiedenheit von Bauch- und Rückenseite entsteht, und dass diese innere Disposition sich an derselben Pflanze ändern kann, das zeigt sich sofort, wenn man beachtet, dass derselbe Marchantienspross, der vorher dorsiventral und plagiotrop war, später aus seinen Vegetationspunkten orthotrope Fruchtträger bildet, bei genau derselben Beleuchtung. Ebenso ist es bei den Sporenaussaaten von Funaria, deren Protonema streng plagiotrop wird, unter dem Einfluss derselben Beleuchtung, bei welcher nachher aus dem plagiotropen Protonema die orthotropen und radiären Laubsprosse entstehen.

§ 14. Innere Ursachen der Bilateralität und Dorsiventralität.

Die einfache Bilateralität, die Ausbildung zweier symmetrisch gleicher Hälften, wie wir sie in reinster Form an den beiden flachen Seiten der Brutknospen von Marchantia, an den symmetrischen Längshälften dicotyler Embryonen vorfinden, wird wohl immer auf innere Wachsthumsgesetze zurückzuführen sein, ähnlich wie die Symmetrie der Krystalle ja auch von äusseren Kräften unabhängig ist. Dass dagegen diejenige Form der Bilateralität, welche ich als Dorsiventralität bezeichne und die darin

Digitized by Google

besteht, dass zwei verschieden organisirte oder doch verschieden reagirende Seiten des Organs ausgebildet sind — dass diese durch äussere Kräfte wenigstens in gewissen Fällen verursacht oder verändert werden kann, wurde soeben betont. Dem gegenüber kommen aber zahlreichere Fälle vor, wo die Dorsiventralität zunächst durch die Wachsthumsgesetze der Pflanze selbst hervorgebracht wird. Suchen wir auch hier das causale Verhältniss soweit als möglich festzustellen, so zeigt sich zunächst ein Moment von weitreichender Bedeutung in der Art, wie ein Organ von seinem Mutterorgane abhängt. Ich will zum Beweis nur auf einige bekannte Thatsachen hinweisen; zuerst auf die Bilateralität vieler Winterknospen an dicotylen Holzpflanzen, von denen Hofmeister auf Grund sehr unvollständiger Beobachtung glaubte, ihre dorsiventrale Bilateralität werde durch Licht und Schwere bewirkt, wogegen ich 1870 (Lehrbuch 2. Aufl. p. 185)[1]) aus der Stellung dieser Knospen an dem Mutterspross den Beweis führte, dass ihre Bilateralität und Dorsiventralität nur von inneren Ursachen abhängen könne. Da ich loco citato das Nöthige bereits gesagt habe, so will ich es hier nicht wiederholen. Dass an orthotropen Hauptstämmen die Aeste horizontal oder unter einem specifisch bestimmten Winkel schief zum Horizont stehen, obgleich sie derselben Beleuchtung und demselben Geotropismus wie jener unterliegen, dass sie also mehr oder weniger plagiotrop und dorsiventral sind, dieses Verhalten kann wohl nur durch eine Abhängigkeit der Aeste vom orthotropen Hauptstamm erklärt werden. Dafür spricht die bekannte Thatsache, dass nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes der nächste Ast oder die nächsten Aeste ihren Plagiotropismus verlieren, sich aufrichten und nun ähnlich wie der Gipfel des Hauptstammes orthotrop fortwachsen. Ein exquisites Beispiel dieser Art zeigt eine Abies Cephalonica im Würzburger Garten, die vor 6 Jahren ihren eben auswachsenden Gipfel durch einen Nachtfrost im Mai verlor. Die drei vorjährigen obersten, bereits stark verholzten Quirläste begannen im folgenden Sommer sich zu heben, bald aber bekam einer die Oberhand; er krümmte sich an den schon verholzten Theilen im Laufe der nächsten zwei Sommer so, dass seine Spitze vertical aufwärts wuchs, die beiden andern blieben schief. Der aufrecht gewordene, früher horizontale Ast bildete dann die gewohnten Astquirle und seitdem hat der Baum wieder einen normalen Gipfel, der sich in Nichts von dem früheren unterscheidet. Dass auch bei gekappten Hauptwurzeln von Keimpflanzen die sonst plagiotropen Nebenwurzeln, wenn sie nahe der Wundfläche entstehen, weniger plagiotrop oder ganz orthotrop werden und die Spitze der Hauptwurzeln ersetzen, ist ebenfalls leicht zu constatiren, z. B. an keimenden Eicheln, Bohnen u. s. w. Diese an den Aesten sich vollziehende Veränderung in Folge der Wegnahme des Gipfels kann aber nicht, wie allgemein gesagt wird und

1) In den späteren Auflagen unverändert wiederholt.

Digitized by Google

auch ich früher glaubte, aus der Annahme erklärt werden, dass die Säfte, welche früher dem Gipfel zuströmten, den nächsten Aesten zu Gute kommen, wodurch diese kräftiger wachsen und stärker geotropisch werden. Sie könnten ja auch stärker wachsen und dabei plagiotrop bleiben wie früher. Kappt man den Gipfel eines plagiotropen Epheu- oder Kürbissprosses ab, so werden die nächsten Knospen keineswegs orthotrop, obgleich auch sie jetzt kräftiger wachsen.

Worin der Einfluss besteht, den der orthotrope Gipfel auf die Richtung der nächsten Aeste ausübt, ist uns ganz unbekannt und hier sollte nur constatirt werden, dass ein solcher Einfluss überhaupt existirt. Der auf diese Art hervorgebrachte Plagiotropismus der Seitensprosse kann inhärent sein, oder leicht beseitigt werden; bekanntlich genügt es bei manchen schiefen und dorsiventralen Aesten, sie vertical aufwärts zu befestigen, um aus ihnen einen orthotropen Gipfel zu machen, bei anderen, wie bei Araucaria excelsa, ist dies selbst an eingewurzelten Seitensprossen unmöglich.

Dass es nicht allein an der Energie des Wachsthums (dem »Säftezufluss«) liegt, wenn seitliche Organe am aufrechten Stamm plagiotrop werden, zeigen am besten diejenigen Laubblätter, welche die Knospe, aus der sie entspringen, weit überwachsen, es liegt eben in der inneren Natur der plagiotropen Blätter, dass sie auch in diesem Falle plagiotrop sind. Wenn ferner das unterirdische Rhizom von Equisetum horizontale, abwärts wachsende und orthotrop aufwärts wachsende Sprosse bildet, alles unter dem gleichen Einfluss der Schwere und bei völligem Abschluss des Lichts, so müssen es wohl rein innere Ursachen sein, die diesen Unterschied bewirken. Wollte man ihn durch den verschiedenen Säftezufluss erklären, so entstünde eben die Frage, warum dieser selbst so verschieden sei. Ebensowenig wie der »Säftezufluss« überhaupt, kann auch die Annahme, dass in dem einen oder anderen Falle eine Turgescenzsteigerung des Gewebes auf der einen oder anderen Seite darüber entscheidet, ob das Organ aufwärts, abwärts oder seitwärts wächst, für unsere Frage irgend etwas entscheiden, denn auch hier kommt sofort die Gegenfrage, warum denn die Turgescenz auf der einen oder anderen Seite sich verstärkt. Es handelt sich hier eben um die Ursache, welche dies bewirkt, und eben diese unbekannte Ursache ist es, auf welcher die Anisotropie verschiedener Theile der Pflanze beruht. Diese inneren Ursachen aber wechseln ganz ungemein von Species zu Species, während z. B. der wachsende Gipfel bei Abies cephalonica und pectinata verursacht, dass die Seitensprosse bilateral, dorsiventral und horizontal gleich anfangs werden, treiben die Quirlknospen unter dem Gipfel von Pinus austriaca u. a. im Frühjahr gleichzeitig mit der Gipfelknospe in verticaler Richtung aus, sie sind anfangs orthotrop, wie der Stammgipfel und erst im Lauf der Jahre werden sie mehr und mehr horizontal und in ihrer Verzweigung bilateral. Ebensowenig wie in diesen

Digitized by Google

Fällen wird man aus dem »Saftzufluss« oder auch aus der veränderten Turgescenz erklären können, warum Polygonum aviculare stark plagiotrop, andere Polygonumarten orthotrop sind. Ganz hinfällig wird ohnehin eine solche Erklärung, wenn es sich um die Anisotropie der verschiedenen Theile einer einzelligen (oder nicht cellulären) Pflanze, wie der Caulerpa, Vaucheria, der Mucorineen u. a. handelt, ganz abgesehen von den entsprechenden Vorgängen bei den Myxomyceten.

Die Anisotropie der Theile einer Pflanze ist die verschiedene Reactionsfähigkeit der Letzteren gegenüber gleichen äusseren Reizen. Ebensowenig wie man die Thatsache, dass nur der Sehnerv Licht, nur der Hörnerv Töne, nur der Geruchsnerv Gerüche u. s. w. empfindet, aus dem Blutstrom und seinen Druckänderungen erklären kann, ebensowenig lässt sich die Thatsache, dass manche Pflanzentheile positiv, andere negativ heliotropisch oder geotropisch oder für Berührung empfindlich sind, und dem entsprechende Wachsthumsrichtungen zeigen, durch Saftbewegungen und Turgescenzänderungen erklären. Es sind eben hier zwei ganz verschiedene Fragen zu unterscheiden, die in der Literatur mehrfach verwechselt worden sind. Wenn es sich um die mechanische Erklärung einer heliotropischen oder geotropischen Bewegung handelt, so müssen Saftbewegungen und Turgescenzänderungen dabei eine Rolle spielen, ebenso gut wie bei der Reizbewegung eines Mimosenblattes oder einer empfindlichen Ranke. Eine ganz andere Frage ist es aber doch, warum gerade nur gewisse Organe, ja selbst einzelne Theile einer Zelle nur durch bestimmte äussere Einflüsse in dieser Weise angeregt werden, andere Theile aber anders. Hier bleibt einstweilen keine andere Annahme übrig als die, dass sich die lebende Pflanzensubstanz derart innerlich differenzirt, dass einzelne Theile mit specifischen Energien ausgerüstet sind, ähnlich wie die verschiedenen Sinnesnerven der Thiere. Die Anisotropie der Pflanzen erfüllt ja auch für diese wesentlich dieselben Zwecke, wie die Sinneswahrnehmungen für die Thiere. Während bei diesen aber durch die äusseren Reize Muskelbewegungen ausgelöst werden, sind es bei den Pflanzen Turgescenzänderungen der Zellen und durch diese veranlasste Wachsthums- (oder Spannungs-) Aenderungen und daraus folgende Bewegungen. Das Problem liegt also betreffs der Anisotropie nicht in der Frage, wie an einem gegebenen bestimmten Pflanzentheil die Mechanik der durch äussere Kräfte ausgelösten Krümmung zu Stande kommt, sondern darin, warum gegenüber gleichen äusseren Kräften das eine Organ so, das andere anders reagirt, was doch eben nur von inneren Zuständen der Organe abhängen kann, wobei freilich nicht ausgeschlossen ist, dass der innere Zustand selbst schon durch äussere früher einwirkende Kräfte bleibend verändert worden sein kann.

Digitized by Google

§ 15. Morphologie und Anisotropie der Pflanzen.

Es wurde soeben kurz angedeutet, dass die Anisotropie der Pflanzen, oder was dasselbe bedeutet, die verschiedene Reactionsfähigkeit ihrer Theile gegen gleiche äussere Kräfte, für die Pflanze eine ähnliche Bedeutung hat, wie die Sinneswahrnehmungen für die Thiere, nämlich die, den Organismus in einen geregelten Wechselverkehr mit der Umgebung, mit der Aussenwelt zu versetzen und ihn auf die von aussen empfangenen Eindrücke in zweckmässiger Weise reagiren zu lassen, was bei den Pflanzen gewöhnlich durch Wachsthumsänderungen geschieht, bei den sogen. reizbaren Organen aber auch durch blosse Turgescenzänderungen erreicht wird. Die Art, wie die Anisotropie auf die verschiedenen Organe vertheilt ist, bestimmt ganz wesentlich die Lebensweise, die biologischen Gewohnheiten jeder Species. Ob eine Pflanze aufrechte Laub- und Blüthensprosse bildet, ob sie ganz oder theilweise auf dem Boden oder in diesem hinkriecht, ob sie klettert, rankt oder schlingt, ob sie strauchartig oder baumartig wächst, hängt in letzter Instanz von der Anisotropie ihrer Organe ab.

Damit ist aber zugleich der Antheil bezeichnet, den die Anisotropie an der äusseren Gestaltung der Pflanze nimmt. Versuchen wir es einmal, uns vorzustellen, wie irgend eine anisotrope Pflanze aussehen müsste, wenn ihre verschiedenen Theile nicht anisotrop, sondern isotrop wären, wenn alle Theile auf gleiche äussere Einflüsse gleichartig reagirten; dann würde die Hauptwurzel sammt ihren Nebenwurzeln, der Hauptstamm sammt seinen Zweigen und den Blättern in derselben Richtung wachsen; ein unförmliches Conglomerat von Organen würde entstehen, welches ebenso lebensunfähig wie formlos wäre. Dass die Pflanzen in ihren specifisch charakteristischen Formen gesehen werden, dass die Wurzeln und Rhizome unterirdisch sich verbreiten, dass aufrechte Stämme, Ausläufer und schiefe oder horizontale Seitensprosse da sind, dass die einen klettern, andere ranken oder schlingen, die einen an senkrechten Felswänden oder Baumstämmen, die anderen auf flacher Erde kriechen, wieder andere im Wasser leben oder auf ihm schwimmen u. s. w., alle diese mit der äusseren Form der Species innigst verbundenen biologischen Eigenschaften sind nur der Ausdruck der Art und Weise, wie die einzelnen Organe einer Pflanze auf äussere Kräfte, zumal auf Schwere und Licht reagiren, oder in welcher Art sie ihre Gleichgewichtslage finden.

Dabei ist es im Allgemeinen gleichgiltig, ob die sogen. morphologischen Differenzirungen der Species gegeben sind; ob Wurzeln, Stammtheile, Blätter, Befruchtungsorgane u. s. w. erzeugt werden. Bei den Thallophyten ohne diese »morphologischen« Differenzen herrscht dieselbe Anisotropie der Theile, wie bei den Moosen und Gefässpflanzen; vom Standpunkt der Descendenztheorie aus gesehen, erscheint also die Anisotropie älter, tiefer

Digitized by Google

im Wesen der Pflanze begründet, als die morphologischen Differenzirungen, die vielleicht durch die Anisotropie erst eingeleitet worden sind. Jedenfalls aber zeigen die eben gemachten Andeutungen, dass die bisher in der Morphologie so ganz überwiegend, ja fast ausschliesslich als massgebend betrachteten Grundformen des Pflanzenkörpers, die durch die Begriffe Wurzel, Stamm, Blatt repräsentirt werden, nur ganz einseitig das eine Element der Gestaltung der Pflanze hervorheben, während ein mindestens ebenso wichtiges und gewiss älteres und tiefer liegendes in der Anisotropie der Organe zu finden ist.

Ein Thallophyt ohne echte Wurzeln, Blätter und Stammtheile kann vermöge der Anisotropie seiner »morphologisch gleichartigen« Auszweigungen die mannigfaltigsten Formen annehmen und durchaus lebensfähig sein, während eine Gefässpflanze mit all' ihren differenzirten Organen, Wurzeln, Blättern, Stammtheilen, ohne Anisotropie derselben ein unförmliches, ja lebensunfähiges Conglomerat wäre.

Diese Erwägungen zeigen, dass, wenn es sich um die Erforschung der Ursachen der Pflanzengestalt, also um die wissenschaftliche Morphologie handelt, die bisher allein beachteten sogen. morphologischen Differenzirungen und die Stellung der Organe an ihren Mutteraxen nur ein einzelnes Moment ganz einseitig hervorheben, neben welchem die Anisotropie der Theile als ein ebenso wichtiges Element der Pflanzenform zu beachten wäre.

Würzburg, im December 1878.

Digitized by Google

XI.

Ueber das Wachsthum von Metzgeria furcata und Aneura.

Von

K. Goebel.

(Hierzu Tafel VII.)

Metzgeria furcata ist bekanntlich ein Object, das schon lange zur Untersuchung der Wachsthums- und Zelltheilungsvorgänge gedient hat. Seit Nägeli (Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik II. pag. 138 ff.) die Grundzüge der Scheitelzellsegmentirung dieser Pflanze klar gelegt hatte, haben sich Hofmeister (vergl. Unters. pag. 22), Kny (Pringsheim's Jahrb. IV. pag. 67 ff.) und Leitgeb (Unters. üb. die Lebermoose Heft III. pag. 34) wiederholt mit den Einzelheiten des Metzgeriavegetationspunktes beschäftigt. Der letztgenannte Forscher erklärt demgemäss auch (a. a. O. pag. 34): Das Scheitelwachsthum von Metzgeria sei in allen seinen Einzelheiten durchaus klar gelegt. Dies trifft nun auch zu in Bezug auf die Art und Weise der Scheitelzellsegmentirung und die Betheiligung der Segmente am Aufbau der Pflanze. Was aber den eigentlichen Wachsthumsmodus der Pflanze betrifft, so schien er nach den neuen, von Sachs aufgestellten Principien (Arb. des pfl.-physiol. Inst. II. Bd. pag. 46 ff.) eine bestimmte exceptionelle Stellung einzunehmen, worauf unten zurückzukommen sein wird. Es musste sich bei einer Neuuntersuchung darum handeln, zu constatiren, ob bei Metzgeria das Princip der rechtwinkeligen Schneidung Anwendung findet, wie sich hier die Anordnung der Anti- und Periclinen gestaltet, und in welchem Verhältniss überhaupt die Scheitelzelle zum Wachsthum des ganzen Thallus steht. Die erste Frage, die sich in letzterer Beziehung aufdrängt, ist die: ist die Scheitelzelle der stärkst wachsende Theil der Pflanze? Diese Frage ist bekanntlich von Hofmeister bejaht worden (Lehre von der Pflanzenzelle pag. 132) und diese Annahme bildet auch bei den übrigen genannten Botanikern die stillschweigende Voraussetzung ihrer ganzen Schilderung des Wachsthums. So sagt Hofmeister schon in den vergl. Untersuchungen pag. 22: »das Längenwachsthum des bandähnlichen Stengels erfolgt durch in der Scheitelzelle andauernd sich wie-

Digitized by Google

derholende Bildung rechts und links spreizender Scheidewände«. Kny a. a. O. 67: »die Scheitelzelle, welche allein das Längenwachsthum des Sprosses vermittelt. Auch Leitgeb drückt sich an verschiedenen Stellen seiner »Untersuchungen über die Lebermoose« z. B. II. 10 ganz ähnlich aus. Wie Sachs (a. a. O. pag. 91) gezeigt hat, beruht diese Ansicht auf zwei Voraussetzungen: erstens darauf, dass durch die andauernde Segmentirung (»Verjüngung«) der (als permanent gedachten) Scheitelzelle das gesammte Gewebe der Pflanze entsteht, und zweitens darauf, dass sie der am ausgiebigsten wachsende Theil des Vegetationspunktes sei. Was den ersten Punkt betrifft, so ist er eine an älteren Sprossen leicht zu constatirende Thatsache. Es fragt sich, ob auch bei der ersten Anlage eines Sprosses schon eine Scheitelzelle vorhanden ist. Nach den Abbildungen Leitgeb's von Aneura (a. a. O. III. Taf. 1), der sich Metzgeria in allen wesentlichen Punkten gleich verhält, tritt die zweireihige Segmentirung der Scheitelzelle erst ein, nachdem sich aus der Spore ein in mehrere Zellen gegliederter Faden entwickelt hat. Auch bei der Entstehung der zahlreichen marginalen Adventivsprosse der Metzgeria ist keineswegs immer die zum Adventivsprosse auswachsende Randzelle direct die Scheitelzelle des sich bildenden Adventivsprosses, wie dies nach älteren Angaben der Fall sein soll (cf. Hofmeister a. a. O. pag. 22). Es hängt dies davon ab, welche Neigung die erste Wand in der zur Bildung eines Adventivsprosses bestimmten Randzelle hat. Diese Zelle wölbt sich über die Aussengrenze des Randes hervor. Die erste in ihr auftretende Wand ist zu dieser Hervorwölbung stets senkrecht, kann aber in verschiedenen Fällen verschiedene Neigung zur Längsaxe des jungen Sprosses haben. Ist sie schief zu letzterer, so erscheint die dadurch nach aussen abgegrenzte Tochterzelle als Scheitelzelle des jungen Sprosses. Die nächste Theilung ist nämlich die, dass sowohl die äussere als die innere Zelle sich durch eine, der ersten entgegengesetzte Wand theilen. So erhalten wir eine zweischneidige Scheitelzelle am Scheitel des jungen Sprosses. Nun kommt aber auch der Fall vor, dass die erste Theilungswand in Richtung der Axe des jungen Sprosses liegt. Die beiden Tochterzellen theilen sich jede durch eine der ersten Wand senkrecht aufgesetzte Anticline. Den Scheitel des vierzelligen Sprosses nehmen jetzt also zwei Scheitelzellen ein. Von diesen wächst die eine stärker als die andere, die zur Seite gedrängt wird, und erfährt nun die gewöhnliche Segmentirung. Zwischen beiden beschriebenen Fällen lassen sich bei der Durchmusterung zahlreicher Präparate die Uebergänge auffinden. Der Theilungsvorgang in der Randzelle ist im Grunde in beiden Fällen derselbe, ob man die Randzelle selbst oder eine ihrer Tochterzellen nach der herkömmlichen Terminologie als Scheitelzelle bezeichnet, hängt, wie gezeigt, von der Neigung der ersten Wand ab. Es mag hier bemerkt werden, dass man, allerdings nur sehr selten, ältere Sprosse findet, bei denen die Scheitelzelle in Folge äusserer Verletzung

Digitized by Google

abgestorben ist, und wo nun eine Randzelle die Funktionen und den Segmentirungsmodus der Scheitelzelle übernommen hat.

Bei Metzgeria tritt aufs Deutlichste hervor, dass die Volumzunahme gerade am Scheitel und speciell in der Scheitelzelle am Geringsten ist. Dies zeigen Bilder wie Fig. 2 aufs Deutlichste. Die Scheitelzelle ist annähernd überall von derselben Grösse, bei jungen Sprossen fand ich sie im Allgemeinen etwas grösser als bei älteren. In Fig. 2 ist die Scheitelzelle nahe daran, ein neues Segment zu bilden, sie ist annähernd so gross wie die noch nicht lange segmentirte Scheitelzelle in Fig. 3 plus dem ersten Segmente derselben. Da nun die neu entstehenden Segmente ebenfalls annähernd von der gleichen Grösse sind, so dürfte Segment 4 höchstens 3mal so gross als Segment 1 sein, wenn die Scheitelzelle ebenso rasch wüchse, als die Segmente. Der Augenschein lehrt aber, dass Segment 4 etwa 6mal so gross ist als Segment 1, das ausserdem nicht ein eben abgeschiedenes, sondern ein schon beträchtlich gewachsenes Segment repräsentirt. Folglich ist Segment 4 mindestens zweimal so rasch als die Scheitelzelle gewachsen. Die Segmentirungswände der Scheitelzelle stehen im status nascendi senkrecht auf der Aussenwand der letzteren. Verfolgt man die Segmentwände der älteren Segmente, so zeigt sich, dass sie — abgesehen von den Brechungen — eigenthümliche Veränderungen erfahren haben. Sie sind nämlich im Verlaufe des Wachsthums so herumgebogen worden, dass sie die rechtwinkelige Schneidung beibehalten haben. In Betreff der Erklärung dieses und analoger Verhältnisse ist auf die Abhandlung VIII von Sachs in diesem Hefte zu verweisen.

Wie Fig. 2 zeigt, ist die erste pericline Wand des ersten Segmentes nicht rechtwinkelig zur Wand der Scheitelzelle (wie dies nach Kny allgemein der Fall sein soll, a. a. O. pag. 69. — Kny giebt an, die erste Theilungswand in der Randzelle ersten Grades sei stets dem Rande parallel, müsste dann also senkrecht auf der Segmentwand stehen, da diese ihrerseits den Rand rechtwinkelig schneidet). In Fig. 3 dagegen ist die erste pericline Wand des zweiten Segmentes wirklich rechtwinkelig auf der Anticline. Jene schiefe Aufsetzung der ersten Pericline findet sich namentlich bei flachen und eingesenkten Scheiteln (vergl. Fig. 1). Da sonst überall das Princip der rechtwinkeligen Schneidung bei Metzgeria durchgeführt ist, so ist es angezeigt, die schiefe Stellung der ersten Pericline auf eine frühzeitige Verschiebung zurückzuführen.

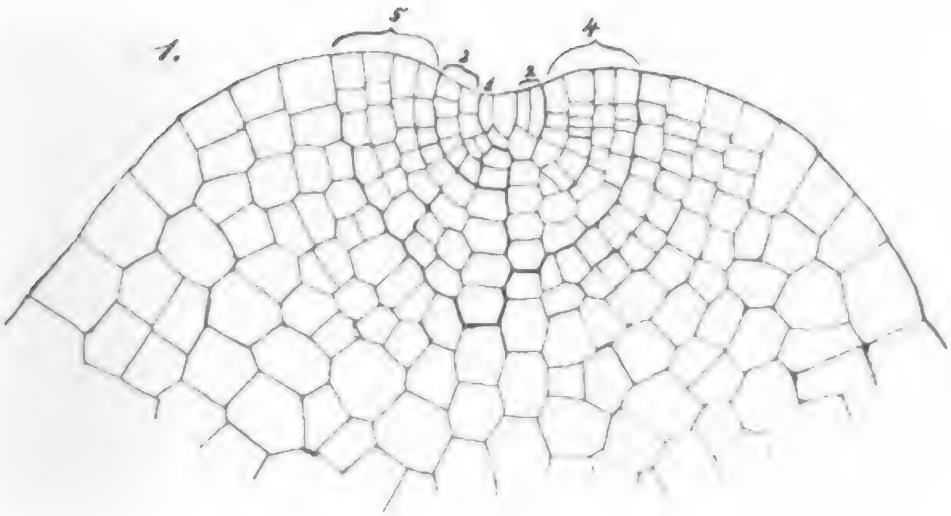
Schon in dem, in Fig. 2 abgebildeten jungen Adventivsprosse tritt nun des Weiteren hervor, dass auch in dem Vegetationspunkte von Metzgeria die Anti- und Periclinen sich rechtwinkelig schneiden. Dass die Construction des Vegetationspunktes eine confocale ist, ist hier aber deshalb nicht so leicht ersichtlich, weil namentlich bei den Anticlinen die die Mittellinien des Sprosses schneidenden Stücke fehlen. Vollständiger sind die Anticlinen in Fig. 3, sie sind hier aber ziemlich stark gebrochen.

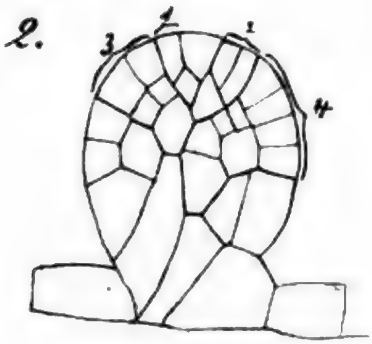
Digitized by Google

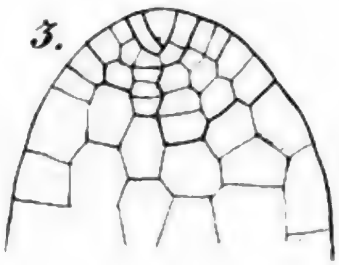
Viel weniger ist dies der Fall in Fig. 1, welche den Scheitel eines kräftig wachsenden, älteren Sprosses darstellt. Es zeigt sich hier aufs Deutlichste, dass die Zellwände im Vegetationspunkte von Metzgeria sich in zwei Kurvensysteme anordnen: solche, die rechtwinkelig auf dem Umfange stehen: die Anticlinen, und solche, die ihm gleichsinnig laufen: die Periclinen. Beide sind natürlich keineswegs im mathematischen Sinne Kurven. Nicht nur haben sie keine genau geometrisch definirbare Gestalt, sie sind überhaupt keine wirklichen Kurven, sondern mehr oder minder gebrochene Linien. Diese Brechungen sind am Geringsten in der Nähe der Scheitelzelle. Sie entstehen, wie dies Sachs (a. a. O. pag. 56) als wahrscheinlich angegeben hat, dadurch, dass die periclinen Wände sich nicht direct an einander ansetzen. Es bleibt zwischen ihnen noch ein kleines anticlines Wandstück eingeschaltet. Dieses wird geknickt und wird später grösser, wodurch die Brechungen noch auffälliger werden. Nie aber konnte ich an einem wachsenden Vegetationspunkte ein Bild finden, wie das von Kny (a. a. O. Taf. V. Fig. 2) gegebene. Ist diese Figur, wie ich nicht bezweifle, naturgetreu, so stellt sie den Scheitel eines Sprosses dar, dessen Wachsthum längst sistirt ist. Es kommt dies bei Metzgeriapflanzen, die nicht an besonders feuchten Standorten stehen, im Sommer nicht selten vor. Dann findet man am Scheitel ähnlich starke Brechungen, wie Kny sie abbildet. Setzt man das Ausdehnungsbestreben dreier aneinander stossender Zellen als gleich, so werden die Ecken der betreffenden Zellen Winkel von 120° mit einander bilden. So ist es z. B. bei drei aneinander stossenden Zellen eines Hydrodictyonnetzes. In alten Sprossen, die ihr Wachsthum ganz eingestellt haben, findet man die Scheitelzelle in nichts mehr von den Randzellen verschieden, auch sie hat durch den Druck der benachbarten Zellen polyedrische Form angenommen. Die Zellen eines wachsenden Sprosses aber zeigen, wie schon oben hervorgehoben wurde, in der Nähe des Scheitels diese starken Veränderungen nicht.

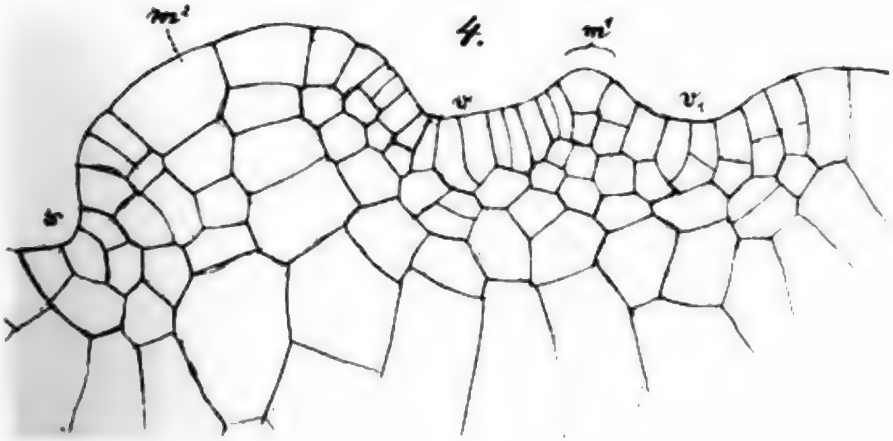
Schon die Wände der Scheitelzelle selbst gehören in das System der Anticlinen. Sie sind der Form des Umfangs und der Forderung der rechtwinkeligen Schneidung entsprechend steil aufgerichtet. Zugleich zeigt sich aber auch, dass nicht die zwei anticlinen Wände, durch welche eine Scheitelzelle begrenzt wird, zu einer anticlinen Kurve zusammengehören. Je eine Wand der Scheitelzelle gehört vielmehr mit der ersten anticlinen Wand des gegenüberliegenden Segmentes zusammen. Zwischen den so gebildeten Anticlinen werden neue eingeschaltet, und so kommt es, dass die Grenzen der Segmente bald verwischt werden. Sie unterscheiden sich durch nichts von den anderen Anticlinen. Doch gelingt es zuweilen an älteren Sprossen aus der Anordnung der Zellen der Mittelrippe die Segmentgrenzen zu erkennen. Jedes Segment theilt sich bekanntlich durch eine pericline Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die erste wird zum Aufbau der Mittelrippe verwendet, und erfährt keine periclinen Thei-

Digitized by Google









Digitized by Google

lungen mehr. Dagegen erfahren sie, entsprechend den Theilungen der Aussenzellen, Theilungen durch anticline Wände. So besteht das zu Segment 2 gehörige Stück der Mittelrippe aus einer, das zu 3 gehörige aus 2, die zu 4 und 5 gehörigen aus je vier Zellen. Diese Abzählung der Segmente wird auch noch durch andere Daten bestätigt. So zeigen die zwischen die ersten Anticlinen eines Segmentes eingeschalteten secundären Anticlinen anfangs minder starke Brechungen, als die primären Anticlinen. Ferner stimmt die Anordnung der bekannten »Keulenhaare« damit überein. Dass nicht in allen Fällen die Theilung der Zellen der Mittelrippe eine so regelmässige ist, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Es ergibt sich aus der in der Figur angedeuteten Begrenzung der Segmente, wie rasch die Volumzunahme derselben vom Scheitel ab erfolgt. Eine Folge dieser Volumzunahme ist die Einschaltung neuer Anti- und Periclinen. Zuweilen treten auch Wände auf, die zum Umfang in keiner bestimmten Beziehung zu stehen scheinen, z. B. in der zweiten anticlinen Zellreihe des 4. Segments in der der Mittelrippe angrenzenden Zelle. Derartige Störungen sind aber selten und, auch wo sie vorhanden sind, tritt der confocale Bau des Vegetationspunktes deutlich hervor. Dass dieser Bau nicht zusammenfällt mit dem von Kny in einem bekannten Schema (Taf. V Fig. 1) für Metzgeria angenommenen, ergibt sich aus dem Gesagten von selbst. Nach Fig. 1 ist der Weg, welchen der Focus der Anti- und Periclinen während des Wachsthums beschreibt, in der That die Axe der als Parabeln gedachten Anti- und Periclinen. Nach Kny's Schema würde es, wie Sachs gezeigt hat, im Gegentheil der Parameter der Anticlinen sein, der mit der Wachsthumsaxe zusammenfällt. Dem Vegetationspunkt von Metzgeria würde in diesem Falle ein ganz exceptioneller Bau zukommen. Dass das Kny'sche Schema von den in der Natur sich findenden Verhältnissen abweicht, rührt daher, dass in demselben auf den Umfang keine Rücksicht genommen ist. Das ganze Wachsthum ist hier als eine Einschaltung neuer Wände in die als stabil gedachten ersten Segmente dargestellt. Ein solches treppenartiges Ineinandergreifen der Segmente findet aber nirgends statt, selbst nicht in Fällen, wo wie in Fig. 2 die Segmentgrenzen so deutlich erhalten bleiben. Hat man erkannt, dass alle neu auftretenden Wände nicht zu den Segmentwänden, sondern zum Umfang in Beziehung stehen, so gestaltet sich das Bild des Wachsthums gar nicht so abweichend von dem sonst Bekannten, z. B. dem typischen Dictyotavegetationspunkt. Die Curvenanordnung der Zellen bei Metzgeria konnte übrigens einem Beobachter wie Kny nicht entgehen. Er erwähnt dieselbe bei Besprechung des Mittellappens bei der Gabelung der Metzgeriasprosse. »In diesem Mittellappen lassen sich die Kurven, welche auf die gesetzmässige Entstehung der Zellen hindeuten, besonders schön und deutlich verfolgen.« a. a. O. pag. 74. Hier ist es sehr auffallend, wie die Anticlinen des Mittellappens, die rechtwinkelige Schneidung beibe-

Digitized by Google

haltend, steil sich aufrichten. Diejenige, welche den Mittellappen symmetrisch theilt, nimmt dabei oft die Form einer von der Geraden nicht allzuweit abweichenden Linie an. Eigenthümlich sind die Vorgänge bei Bildung des Mittellappens von Aneura. Von diesem Genus wurde Aneura multifida untersucht. Es ist bekannt, dass das erste Anzeichen einer auftretenden Verzweigung das Vorhandensein mehrerer (2—3) Scheitelzellen in dem abgeflachten Scheitel ist. Vgl. Leitgeb a. a. O. II. pag. 42. Taf. I, Fig 1 u. 2.

Sind die Scheitelzellen gebildet, so tritt ein rasches Wachsthum ein. Aber nicht etwa in den Scheitelzellen, sondern in den zwischen ihnen gelegenen Partien, den sogenannten Mittellappen. Fig. 4 zeigt drei Scheitelzellen und zwei Mittellappen von verschiedenem Alter, m eben erst in Bildung begriffen, m_2 nahezu ausgewachsen. Wie der »Mittellappen« sich bildet, zeigt m_1. Es wölbt sich eine Gruppe von Zellen über den Scheitel hervor, ganz ähnlich, wie es z. B. bei der Bildung einer Auszweigung einer Pellia oder eines Osmundaprothalliums der Fall ist. Der so sich bildende Mittellappen erfährt, wie m_2 zeigt, eine beträchtliche Vergrösserung. Er hat sich gebildet durch einen von der Scheitelzelle ganz unabhängigen Wachsthumsvorgang. v_3 ist ein zur Seite gedrängter Sprossscheitel, ebenso würde im weiteren Wachsthum des Sprosses v_1 von v zur Seite gedrängt worden sein.

Die Erklärung der Figuren ist grösstentheils schon im Texte gegeben. Sie sind mit dem Zeichenprisma entworfen bei ca. 400facher Vergrösserung. Fig. 1—3 beziehen sich auf Metzgeria furcata, Fig. 4 auf Aneura multifida.

Fig. 1. Scheitel eines erwachsenen Sprosses.

Fig. 2 u. 3. Scheitel junger Adventivsprosse.

Fig. 4. Scheitel eines in Verzweigung begriffenen Aneurathalluslappens.

Anmerkung. Nachdem meine Arbeit längst abgeschlossen war, erschien ein Aufsatz Prantl's (über die Anordnung der Zellen in flächenförmigen Prothallien) in der Flora No. 32, 34, 35. Darin wird auch die Anordnung der Zellen im Metzgeriascheitel kurz berührt. Prantl's Ansicht darüber stimmt, wie es scheint, mit den oben dargelegten Thatsachen überein. Die Ausdrucksweise, dass jede Wand der Scheitelzelle vorne anticlin, weiter rückwärts periclin sei (a. a. O. pag. 534), halte ich für keine allgemein giltige. Es mag dies in einzelnen Fällen zutreffen, bei Metzgeria aber ist es entschieden nicht der Fall.

Digitized by Google

XII.

Ueber die Porosität des Holzes.

Von

Julius Sachs.

Unter diesem Titel habe ich im Februar 1877 vorläufige Mittheilungen über Untersuchungen veröffentlicht, [1]) die den Zweck verfolgen, eine Reihe physikalischer Eigenschaften des Holzes, welche bei der Wasserbewegung in lebenden Holzpflanzen vorwiegend betheiligt sind, näher kennen zu lernen. Hier wünsche ich nun das dort Gesagte ausführlicher zu begründen und die Resultate einiger seitdem von mir gemachten Beobachtungen nachzutragen. Ich muss jedoch bemerken, dass meine Untersuchungen auch jetzt noch nicht für abgeschlossen gelten können, obgleich ich ihnen ungewöhnlich viel Zeit und Mühe gewidmet habe; ein sehr fühlbares Hinderniss lag in der Schwierigkeit, brauchbares Material zu beschaffen; als solches ist für die Mehrzahl der Versuche nur gut gewachsenes Tannenholz (Abies pectinata) und zwar von 5—10jährigen Stämmen (nicht Aesten) zu betrachten, weil es keine Gefässe und keine Harzgänge besitzt, breite Jahrringe bildet und mit dem Messer leicht glatt zu schneiden und selbst im ganz nassen Zustand auf der Drehbank zu bearbeiten ist. Zwar wurden auch andere Abietineen und gelegentlich Laubhölzer benutzt, aber so brauchbar wie die Edeltanne fand ich keines, und leider ist gerade diese in Würzburg schwierig zu beschaffen, was um so mehr ins Gewicht fällt, als viele Versuche nur dann ein genügendes Ergebniss liefern, wenn sie mit ganz frischem Holz angestellt werden. Wenn in Folgendem die zur Untersuchung benutzte Holzart nicht ausdrücklich genannt ist, so ist immer frisches Edeltannenholz zu verstehen.

Einen Theil des in der vorläufigen Mittheilung Gesagten habe ich bereits in der Abhandlung: »Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms u. s. w.« im vorigen Heft dieser Arbeiten (Bd. II, p. 148 ff.) ausführlicher bearbeitet, und werde ich hier nur gelegentlich darauf zurückkommen, von dem übrigen Inhalt der vorläufigen Mittheilung aber nehme ich hier Einzelnes wörtlich auf:

---

1) Verh. der phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1877. Bd. XI.

Digitized by Google

§ 1.

Das Holz besteht aus einem Gerüst verholzter Zellstofflamellen, welche Hohlräume (Zellenräume) umschliessen. Je nach Umständen können die Hohlräume Wasser oder Luft (mit Wasserdampf) oder beides enthalten; die Wände selbst können trocken oder wasserhaltig (imbibirt) sein; mit dem Wassergehalt ändert sich ihr Volumen oder ihr Quellungszustand. — Die Zellräume des Holzes sind capillare Räume; die Zellwände selbst enthalten dagegen, wie unten gezeigt werden soll, keine Capillaren, in welche Flüssigkeit oder Luft ohne Weiteres eindringen könnte.

Um die durch die Transpiration und andere Ursachen hervorgerufene Bewegung des Wassers im Holz beurtheilen zu können, muss man die Capillarität der Hohlräume von der Imbibition der Zellwände scharf unterscheiden, und es wird eine der wesentlichsten Aufgaben des Folgenden sein, zu beweisen, dass die mit Quellung verbundene Imbibition nicht, wie man bisher allgemein glaubte, eine Form der Capillarität sei; mit der Beseitigung dieses Grundirrthums fällt, wie ich schon früher hervorhob, eine der grössten Schwierigkeiten in der Theorie der Wasserbewegung im Holz, nämlich die, warum das Wasser mit grosser Geschwindigkeit bis zu den höchsten Baumtheilen, selbst einige hundert Fuss hoch steigt.

Das leitende Holz enthält bekanntlich in seinen Hohlräumen neben Wasser auch Luft; über das Volumen-Verhältniss beider, sowie über das Volumen der Zellwände (der Holzmasse) können blosse Wägungen ebenso wenig, wie mikroskopische Beobachtungen Aufschluss geben; aber gerade in der richtigen Beurtheilung dieser Volumen-Verhältnisse von Holz, Wasser und Luft liegt der Schlüssel zum Verständniss zahlreicher Erscheinungen, die bisher ganz unerklärt bleiben mussten. Das Volumen des in einem gegebenen Raumtheil frischen Holzes enthaltenen Wassers lässt sich leicht durch den Gewichtsverlust beim Trocknen bestimmen; dann aber kommt die Frage, wie viel von dem Volumen des nun trockenen Holzes wird von den Zellwänden eingenommen? Erst wenn dies bekannt ist, kann auch das Volumen der Luft oder besser der nicht von Wasser und Zellhaut erfüllten Hohlräume berechnet werden. Um dies zu erreichen, musste zunächst das specifische Gewicht der Holzzellwand festgestellt werden, welches bisher nur sehr ungenau bekannt und zu dem angegebenen Zweck noch kaum in Anspruch genommen ist.

Nicht minder wichtig zum Verständniss der Rolle, welche die Holzzellwand bei der Wasserleitung spielt, ist die Beantwortung der Frage, wie gross im Maximum die Wassercapacität eines Volumens Holzzellwand ist; meine neueren Beobachtungen führen zu dem überraschenden Ergebniss, dass diese Wassercapacität eine auffallend geringe ist und dass Zellwände und andere Stoffe, welche nicht verholzt sind und eine grosse Wassercapacität besitzen, das Wasser festhalten, es aber nicht oder äusserst

Digitized by Google

langsam fortleiten; es ist eine specifische Eigenschaft der Holzzellwand, das in ihr enthaltene geringe Wasserquantum mit grosser Geschwindigkeit fortzuleiten. Es war ein Grundfehler aller bisherigen Theorien auf diesem Gebiet, die Holzzellwand mit beliebigen anderen Zellwänden oder überhaupt mit beliebigen anderen imbibitionsfähigen Körpern in eine Reihe zu stellen. Die Natur erzeugt das Holz nur und ausschliesslich da, wo es auf rasche Wasserbewegung ankommt, und damit stimmen meine Versuchsergebnisse vollkommen überein; eben die Geschwindigkeit der Wasserverschiebung in der Holzzellwand macht eine grosse Wassercapacität derselben überflüssig, auch würde eine solche, da sie nothwendig mit entsprechender Quellung verbunden ist, Nachtheile für die Landpflanze mit sich bringen.

Ferner war es nöthig, die Filtration des Wassers durch Holz[1]) ohne Gefässe näher kennen zu lernen; noch jüngst wurden Angaben gemacht, wonach die Filtration des Wassers im Holz Widerstände erfahren soll, die durchaus nicht existiren. Manche Erscheinungen im lebenden Baum werden aber nur verständlich, wenn man weiss, dass das Wasser auch durch gefässfreies Holz ausserordentlich leicht filtrirt. Dass diese rasche Filtration in der Längsrichtung durch die gehöften Tüpfel wesentlich begünstigt wird, dürfte keinem Zweifel unterliegen. In dieser Beziehung aber war die Frage von Interesse, ob die gehöften Tüpfel wirklich offen oder mit einer feinen Haut verschlossen sind.

Ich werde nun im Verlauf der Darstellung gelegentlich auf diejenigen bekannten Erscheinungen im Leben der Holzpflanzen hinweisen, welche sich durch die Ergebnisse meiner Beobachtungen erklären lassen oder durch sie erst problematisch werden; eine in sich zusammenhängende Theorie aller mit der Wasserleitung in Holz verbundenen Erscheinungen ist aber erst von weiteren Untersuchungen, zumal auch an lebenden Bäumen zu erwarten; denn so reich auch die Literatur in letzterer Beziehung ist, enthält sie doch nur wenig Verwerthbares.

§ 2.

Ob die Hohlräume der Holzzellen durch offene Canäle (in den gehöften Tüpfeln) unter einander in Verbindung stehen, oder ob die gehöften Tüpfel geschlossen, die Hohlräume der Zellen also auch allseitig geschlossen sind, diese Frage ist bisher verschieden beantwortet worden. Th. Hartig hielt die gehöften Tüpfel für geschlossen; Schacht, Unger, Sanio, Hofmeister, Dippel, Nägeli, Schwendener, ich und Andere glaubten, die feine, den Tüpfelraum

1) Worüber bereits ziemlich ausgedehnte Beobachtungen älterer Autoren sowie Rauwenhoff's von 1868 (Phyto-physiol. Bijdragen, Amsterdam) vorliegen; Letzterer hat auch die ältere Literatur gesammelt, die ebenso wie Rauwenhoff's Arbeit in der neun Jahre späteren von Horwath: Beiträge zur Lehre über die Wurzelkraft, Strassburg 1877 nicht erwähnt ist.

Digitized by Google

durchsetzende Haut verschwinde später und die Zellen öffnen sich so ineinander. Sanio erklärte sich neuerdings, auf anatomische Untersuchungen gestützt, für die Persistenz des fraglichen Häutchens und somit für die Geschlossenheit der Holzzellen.[1]) Da mir der anatomische Befund, selbst nach den sorgfältigen Auseinandersetzungen eines so ausgezeichneten Phytotomen, wie Sanio, doch nicht alle Zweifel löste, so griff ich zunächst auf den von Hartig[2]) zuerst gemachten Versuch, in Wasser fein zertheilten Zinnober durch Tannen- und Taxusholz zu filtriren, zurück, den ich jedoch in anderer Form einrichtete. Die beste Sorte des in eckigen Stücken als Malerfarbe käuflichen Zinnobers wurde in viel destillirtem Wasser diluirt, dann wiederholt durch Filtrirpapier filtrirt. Das Filtrat enthält den Zinnober in so feinen Körnchen, dass sie sämmtlich lebhafte »Molecularbewegung« zeigen und selbst nach mehreren Tagen nicht zu Boden sinken. Frisch vom lebenden Stamm abgeschnittene Holzcylinder von 3—4 cm Länge wurden an das untere Ende eines Glasrohrs befestigt, welches oben mit einem weiten Gefäss versehen war;[3]) Rohr und Gefäss wurden mit der Zinnoberemulsion gefüllt, so dass auf dem Holzcylinder ein constanter Wasserdruck von 160 cm Höhe lastete. Die Versuche dauerten 1—3 Tage. Das durchfiltrirende Wasser war vollkommen klar, es enthielt keine Spur von Zinnober. Der obere Querschnitt eines so behandelten Holzcylinders zeigt alle Schichten von Frühjahrsholz satt zinnoberroth, die des Herbstholzes nicht oder in radialen Streifen roth, das Kernholz ganz ungefärbt. Spaltet man den Holzcylinder, so findet man ausnahmslos den Zinnober nur 2—3 mm tief eingedrungen, entsprechend der Zellenlänge der von mir benutzten Holzstücke; das übrige Holz ist vollkommen farblos. Die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten, radialen und tangentialen Längsschnitten zeigt, dass die Mehrzahl der geräumigen Frühlingsholzzellen gänzlich mit Zinnober, bis an ihre unteren Spitzen erfüllt sind; auch die Tüpfelräume (Höfe) dieser selben Zellen sind mit dem Zinnober dicht angefüllt, so zwar, dass man deutlich sieht, wie die Körnchen durch den einen Tüpfelcanal in den Hofraum eingedrungen sind, diesen erfüllt haben, aber offenbar auf der anderen Seite, an der Stelle, wo sich der Hofraum in die benachbarte Zelle zu öffnen scheint, einem Hinderniss begegnet sind, welches ihre weitere Bewegung aufhielt.[4]) Neben den so erfüllten Zellen liegen oft, wie man zumal auf tangentialen Längsschnitten erkennt, leere durch den Schnitt nicht geöffnete Zellen; dagegen sind die mit Zinnober erfüllten solche, welche durch das Abschneiden des Holzstückes geöffnet worden sind. Das Wasser filtrirt durch die Tüpfel in die benachbarten und

1) Sanio, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IX 1873—74. Seitdem ist auch de Bary in seiner »Vergleich. Anatomie« 1877 dieser Ansicht beigetreten.

2) Hartig, Botanische Zeitung 1863, p. 293.

3) Vergl. weiter unten Fig. 1.

4) Vergl. die von Th. Hartig gegebene Abbildung Bot. Zeitg. 1863, Taf. XI. 4.

Digitized by Google

tieferen Zellen und lässt die Körnchen offenbar an einer auswärts gedrängten feinen Haut, der Schliesshaut des Tüpfels, zurück. Wie die Holzzellen gegen die Herbstgrenze hin immer enger und enger werden, so nimmt auch ihr Zinnobergehalt ab; die letzten Herbstholzzellen scheinen gar keinen Zinnober aufzunehmen und auch die etwas weiter nach innen, im Jahrring liegenden sind nur zum Theil erfüllt; gewöhnlich sind es radiale Reihen solcher Zellen, welche, vom Frühlingsholz ausgehend, fast bis an die äusserste Grenze des Herbstholzes Zinnober führen, während die zwischenliegenden Reihen farblos sind. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Spiegelfasern (Markstrahlen) keinen Zinnober enthalten.

Befestigt man ein frisches Stück Tannenholz auf dem kürzeren Schenkel eines gebogenen Rohrs und füllt dieses mit Quecksilber, so dass es die untere Querschnittsfläche des Holzes berührt und im längeren Schenkel um 30—40 cm höher steht, und lässt man diesen Druck 2—3 Tage einwirken, so dringt das Quecksilber ebenfalls nur in die durch das Messer geöffneten Holzzellen, erfüllt diese ganz und ebenso die Tüpfelräume, dringt aber nicht durch diese hinaus in benachbarte Zellen;[1]) auch hier wird also nur eine 2—3 mm dicke Schicht am Holzquerschnitt mit Quecksilber gefüllt, wie der Längsschnitt zeigt, und das übrige Holz bleibt vollkommen frei davon.

Diese Ergebnisse bestätigen also Hartig's und Sanio's Angaben, wonach die gehöften Tüpfel geschlossen sind.

Die von Schacht 1859 aufgestellte Lehre vom Offensein der gehöften Tüpfel[2]) fand damals von Seiten aller hervorragenden Phytotomen mit Ausnahme Th. Hartig's so allgemeine Billigung, dass ich dieselbe früher, ohne eigene experimentelle Nachuntersuchung, wie eine feststehende Thatsache betrachtete und in meine Schriften aufnahm. Wurde doch selbst der entscheidende Hartig'sche Versuch von Unger anscheinend widerlegt,[3]) und Hofmeister (Flora 1862, p. 139) glaubte bei geringem Druck einen mit Zinkweiss getrübten Gummischleim durch die von ihm deshalb für offen erklärten Tüpfel des Kiefernholzes gepresst zu haben; offenbar hatte er es aber mit Spalten und Rissen im Holz zu thun: wer aber konnte vermuthen, dass diese damals hervorragenden Botaniker nicht im Stande gewesen seien, den an sich so einfachen und schlagenden Versuch Hartig's mit dem nöthigen Geschick zu wiederholen? Ich war daher nicht wenig erstaunt, als

---

1) Ich besass früher ein Stück Tannenholz, welches offenbar lange Zeit zum Umrühren geschmolzenen Zinns oder einer Legirung desselben gedient hatte. Alle Zellen dieses Holzes waren mit dem Metall vollständig erfüllt und ebenso die Tüpfelräume. Dieses Präparat war es vorwiegend, was mich an das Offensein der Letztern glauben liess. Jetzt muss ich jedoch annehmen, dass die Schliesshäute der Hoftüpfel von dem heissflüssigen Metall durchbrochen waren.

2) Vergl. die Literatur darüber bei Sanio im Jahrb. f. Wiss. Bd. XI. p. 94 ff.

3) Unger, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 50. p. 130.

ich 1876 zum ersten Mal selbst derartige Versuche anstellte und sofort die Richtigkeit der HARTIG'schen Angaben erkannte.

§ 3. Filtration des Wassers durch Holz.

Ist das Tannenholz sehr wasserreich, so genügt der kleinste denkbare Druck, Wasser durch dasselbe hindurchzupressen. Dies zeigt z. B. folgender Versuch: Man befestigt ein frisches Stück Tannenholz an dem kürzeren Schenkel eines Uförmigen Rohres, welches mit Wasser gefüllt wird. Das Wasser quillt solange oben aus, bis der Druck vollkommen ausgeglichen ist; indem man den oberen Querschnitt, aus dem das Wasser hervorquillt, öfter abtrocknet und mit der Loupe besichtigt, kann man sich leicht überzeugen, dass das Wasser nicht etwa aus einzelnen gröblichen Poren, sondern ganz gleichförmig aus dem Frühlingsholz hervorquillt. — Dass schon sehr geringe Druckdifferenzen das Wasser im Holz durch die geschlossenen Zellwände hindurchdrücken, zeigen auch meine früheren Angaben über das Ausquellen und Wiedereinsaugen des Wassers, wenn wasserreiche Holzstücke bald erwärmt, bald abgekühlt werden, wobei schon unbeträchtliche Temperaturänderungen der Luftblasen in den Holzzellen die nöthigen Druckdifferenzen liefern [1]). Wo möglich noch einfacher und lehrreicher ist folgende Erfahrung. Schneidet man die Endflächen eines sehr wasserreichen, aber lebensfrischen Tannenstammes im Winter mit dem Messer glatt und hält man das Holz nun vertical, so erscheinen die obere und untere Querschnittsfläche trocken. Setzt man nun auf den oberen Querschnitt mit Hülfe eines Pinsels eine dünne Wasserschicht, so sinkt diese sofort in das Holz ein und am unteren Querschnitt sieht man eine ebenso grosse Wassermenge ausquellen, zuerst aus dem Frühlingsholz des äussersten, dann des folgenden inneren Ringes u. s. f. Dreht man das Stück rasch um, so wiederholt sich der Vorgang, der deutlich zeigt, dass auch die kleinsten Druckdifferenzen ausgeglichen werden. Der Versuch gelingt nicht nur mit 10 bis 15 cm langen, sondern auch mit 100 und mehr Centimeter langen Stammstücken der Tanne. Eine bequeme Methode, die Filtration zu beobachten, besteht auch darin, dass man einen Cylinder frischen Holzes auf den kürzeren Schenkel eines Uförmigen Rohres bindet, welches dann mit Wasser gefüllt wird; je nachdem man das Rohr neigt, quillt Wasser aus dem glattgeschnittenen Querschnitt des Holzes oder wird wieder eingesogen. Man sieht deutlich, dass es ganz gleichmässig aus dem Frühlingsholze kommt und in dieses wieder einsinkt; ob das Herbstholz überhaupt Wasser durchlässt, bleibt auch hier fraglich.

Dem entsprechend ist auch die Filtrationsgeschwindigkeit des Wassers im Holz bei gesteigertem Druck eine ausserordentlich grosse. Aus sehr

---

1) Vergl. SACHS, Botan. Zeitg. 1860. No. 29 und hier weiter unten.

Digitized by Google

zahlreichen Versuchen hierüber führe ich nur folgende Resultate an: Der Splint (das Kernholz lässt unter diesen Bedingungen überhaupt kein Wasser durch) eines lebenden 70 mm langen Stammstückes von Taxus baccata liess bei 65—55 cm Quecksilberdruck in den ersten 2 Minuten eine Wassersäule von 50 mm Höhe (von gleichem Querschnitt wie der Splint) durchpassiren, was auf die Stunde berechnet 1,5 m Höhe giebt. Ebenso filtrirte durch lebendes Tannenholz von 68 mm Länge bei einem Druck von 80—77 cm Quecksilber eine Wassersäule gleichen Querschnittes von 11,5 mm Höhe in der ersten Minute; was auf die Stunde berechnet 690 mm Höhe ergiebt.

So ausgiebig ist die Filtration jedoch nur unter zwei Bedingungen; das Holz muss ganz frisch und das destillirte Wasser sehr rein sein. Setzt man die Filtration länger fort, so nimmt ihre Geschwindigkeit sehr rasch ab; sie kann schon nach einigen Minuten auf die Hälfte, in einigen Stunden auf einen Bruchtheil jener Werthe sinken und nach mehreren Tagen fast Null werden. Es beruht dies zum grossen Theil auf einer eigenthümlichen Veränderung an der das Wasser aufnehmenden Seite[1]); denn es genügt, nachdem die Filtration sehr klein geworden ist, an dieser Seite eine Holzschicht von 0,2 mm Dicke wegzuschneiden, um dann die Filtration wieder sehr lebhaft werden zu lassen. Jede Verunreinigung des Wassers (z. B. mit feinen Zinnobertheilchen) macht, dass die Filtration gleich anfangs sehr unbeträchtlich ist.

Die Leichtigkeit, mit welcher das Wasser aus einer Holzzelle in die andere gedrückt oder gesogen werden kann, beweist, dass die durch Temperaturänderungen und Transpiration bewirkten Volumenänderungen der Luftblasen im Holz hinreichen, Wasserströmungen in demselben zu veranlassen, was übrigens aus meinen oben citirten Versuchen von 1860 schon hervorgeht. Ebenso folgt aus dem Gesagten, dass innerhalb der fertig ausgebildeten Holzzellen keine Turgescenz möglich ist.

Dass es vorwiegend die gehöften Tüpfel sind, welche die Raschheit der Filtration ermöglichen, dürfte folgender Versuch beweisen. Aus einem mit Wasser fast gesättigten Stammstück einer Tanne liess ich einen Cylinder so auf der Drehbank herstellen, dass seine Axe von 48,5 mm Länge einem Querdurchmesser des Stammes entsprach. Die Dicke dieses Cylinders war 25,5 mm; er wurde sofort nach dem Abdrehen wieder in Wasser

---

2) Eine ähnliche Veränderung erfahren offenbar auch abgeschnittene und in Wasser gestellte Zweige, deren Saugung daher von Tag zu Tage geringer wird, wie ich vor 22 Jahren (Flora 1856 pag. 613) zeigte. — In der oben bereits erwähnten Untersuchung von 1868 kommt Rauwenhoff auch betreffs der Laubhölzer mit Gefässröhren zu dem Resultat, dass das Wasser anfangs viel rascher filtrirt als später; nach ihm ist die Filtration auch ausgiebiger, wenn sie in acropetaler, als wenn sie in basipetaler Richtung geht. — Vergl. auch die cit. Abhandlung von Horwath.

Digitized by Google

gelegt. Die Jahrringe standen also quer zur Axe des Cylinders, der nun einem Wasserdruck von 160 cm unterworfen wurde. In den ersten Stunden filtrirte kein Tropfen heraus, während Längsabschnitte von gleichen Dimensionen in den ersten Stunden viele Cubik-Centimeter Wasser durchfiltriren lassen. Erst nach 24 Stunden fand ich 2,3 ccm Filtrat.

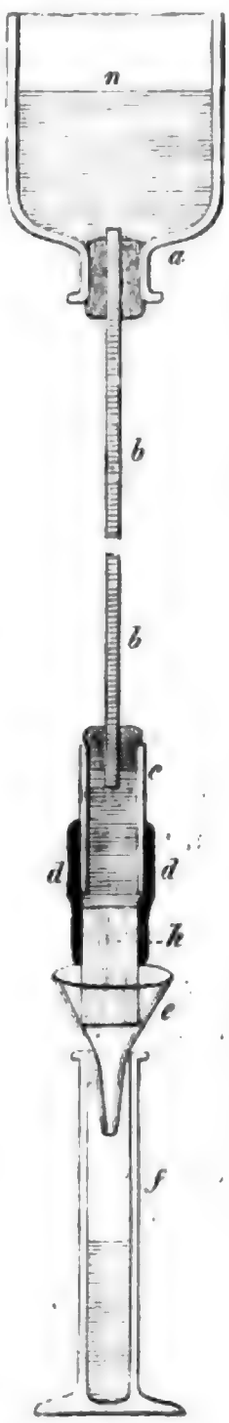
Dieser Erfolg wird verständlich, wenn man annimmt, dass die Tüpfel es sind, durch welche das filtrirende Wasser mit grosser Geschwindigkeit hindurcheilt, während die dicken Wandstellen ihm einen ihrer Dicke entsprechenden Widerstand entgegensetzen. Da nun die Tüpfel auf den Tangentialflächen der Holzzellwände fehlen, so trifft das rechtwinkelig auf diese Flächen drückende Wasser nur auf dicke Wandstellen, die ihm den Durchgang sehr schwierig gestatten. Dieser Effect wird nun aber noch dadurch wesentlich erhöht, dass das so filtrirende Wasser auf seinem Wege radial durch das Holz den Herbstholzlagen begegnet, deren Wände besonders dick und, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, vielleicht ohnehin für Wasser weniger durchdringbar sind. Mag dem so oder anders sein, der Versuch lehrt jedenfalls soviel, dass die Filtration des Wassers in radialer Richtung durch das Holz im Vergleich zu der in der Längsrichtung äusserst gering ist; wenn nun daran vor Allem die Anordnung der Tüpfel schuld ist, so wird man weiter folgern dürfen, dass die Filtration auch innerhalb einer jeden peripherischen Zellschicht, deren Zellen ja durch Tüpfel auf den Radialwänden verbunden sind, eine sehr begünstigte sein muss, und dies wird wieder im Frühlingsholz in höherem Grade, als im Herbstholz der Fall sein, da in letzterem die Tüpfel kleiner und wohl auch weniger zahlreich sind. Aus all' dem würde dann schliesslich folgen, dass das Wasser zwar innerhalb der peripherisch zusammenhängenden Zellschichten in tangentialer und longitudinaler Richtung sehr leicht durch Filtration alle Ungleichheiten seiner Vertheilung ausgleicht, während dagegen dem Austausch in radialer Richtung, besonders aber durch die Herbstholzschichten hindurch grosse Hindernisse entgegenstehen, so dass man wohl annehmen darf, dass die durch Filtration bewirkten Wasserbewegungen in einem Tannenstamm zunächst vorwiegend innerhalb einzelner Jahrringe im Frühjahrsholz stattfinden, dass aber die Filtrationsbewegungen in benachbarten Jahrringen von einander ziemlich unabhängig sind, indem dieselben durch die Herbstholzlagen eingedämmt werden.

Zum genaueren Verständniss des in § 3 Gesagten lasse ich nun die Beschreibung einer Reihe von Versuchen über die Filtration folgen, welche, wo es nicht anders angegeben ist, mit der Vorrichtung in Fig. 1 ausgeführt wurden. Durch den Kork *a* einer tubulirten Glasglocke *an* geht ein ca. 150 cm langes, ca. 12 mm dickes, dickwandiges Glasrohr *bb*, welches unten mittelst eines sehr gut schliessenden Korkes eine kurze weite Glasröhre *dc* trägt; über diese letztere ist ein Stück sehr dickwandigen Kautschukrohres *dh* gestülpt, in dessen unteren Theil der zur Filtration benutzte

Digitized by Google

Holzcylinder (mit oder ohne Rinde) eingelassen ist; die Dichtung des Kautschukschlauches sowohl am Glasrohr wie am Holz ist durch Umwickelung mit Bindedrath noch weiter gesichert. Diese ganze Vorrichtung *nh* hängt an der Wand mittels eines gestielten eisernen Ringes, in dessen Seitenöffnung der Hals *a* so eingeschoben werden kann, dass der Ring oberhalb des Tubulus die Glocke trägt. Vor Beginn des Versuchs wird der graduirte enge Messcylinder *f* mit dem Trichter *e* so unter das Holz *h* gestellt, dass dessen Ränder den Trichter berühren, wodurch das bei *e* aus dem Holz austropfende, durch das Holz filtrirte Wasser vor Verdunstung geschützt wird. — Endlich wird frisch destillirtes Wasser, welches sorgfältigst vor Staub gesichert war, oder auch Zinnoberemulsion, oder filtrirtes Regenwasser in das Rohr *bb* eingegossen, bis es das Niveau bei *n* erreicht; dieses liegt 160 cm über dem oberen Querschnitt des Holzes *h* und da dieser Querschnitt nur sehr klein ist im Verhältniss zum Querschnitt des Niveaus *n*, so ändert sich das letztere nur wenig, wenn auch die Filtration ziemlich rasch verläuft, so dass erst nach mehreren Stunden eine Wiedererhöhung des Niveaus bis *n* nöthig wird, um gleichen Druck von 160 cm Wasser zu erhalten. Das Holz wurde immer so eingesetzt, dass die Filtration in der acropetalen Richtung erfolgte.

Fig. 1.



Alle Versuche wurden in den Wintermonaten (October bis März) gemacht; das Holz, frisch vom lebenden Stamm, war daher von vornherein schon sehr wasserreich.

Die hier aufgeführten Versuche sind aus zahlreichen, hier nicht erwähnten ausgewählt:

No. 1. Taxus baccata, October 1876.

Ein cylindrisches Holzstück von 147 mm Länge und 21 mm Durchmesser, 51,9 g schwer, an den Apparat Fig. 1 gesetzt; das Wasser ist filtrirtes Regenwasser.

Es filtrirt in den ersten 3 Stunden pro Stunde	11,3 ccm
in den folgenden 2 Stunden . - - .	6,5 -
in den folgenden 15 Stunden im Mittel . .	4,3 -
in den folgenden 7 Stunden - - . .	3,00 -
- - - 3 - - - . .	2,8 -
- - - 14 - - - . .	2,1 -

Nach dieser Zeit ist das Holz um 1,4 g durch zurückgehaltenes Wasser schwerer geworden. Dieser Versuch zeigt, wie zahlreiche andere, dass

Digitized by Google

die in der Zeiteinheit durchfiltrirte Wasserquantität mit der Dauer stetig abnimmt. Dass bei dem angewandten Druck weder Mark noch Markkrone Wasser durchlässt, wurde hier bei den andern Hölzern durch besondere Versuche constatirt. Ebenso ist das braune Kernholz bei der Filtration unthätig.

No. 2. Taxus baccata im November 1876.

Stammstücke 70 mm lang; Durchmesser 29 mm, des Kerns 20 mm.

Filtrat in den ersten 4 Stunden pro Stunde	16,2	ccm
in den folgenden 5 Stunden . . - -	10,0	-
in den folgenden 14 Stunden im Mittel . .	2,9	-

Es wurde nun an dem Querschnitt, wo das durchfiltrirende Wasser eintrat, eine Querschicht von ca. von 0,5 mm Dicke weggeschnitten und das Holz wieder an den Apparat gesetzt. Das Filtrat betrug jetzt

in der ersten Stunde	31,5	ccm
in den folgenden 3 Stunden pro Stunde	12,7	-
in der folgenden Stunde	7,5	-
in den folgenden 2 Stunden pro Stunde	6,1	-
in den folgenden 14 Stunden - -	3,4	-

Jetzt wurde an der Eintrittsseite des Holzes nur vom Splint eine 0,5 mm dicke Querschicht abgenommen; das Filtrat betrug darauf in der ersten Stunde 22,5 ccm.

Dieser Versuch zeigt, wie viele andere, dass die Abnahme des Filtrats in der Zeiteinheit ganz vorwiegend von einer Veränderung des als Eintrittsstelle dienenden Querschnitts herrührt, da die Entfernung einer sehr dünnen Schicht an dieser Seite die verminderte Filtrationsfähigkeit sofort enorm steigert; da eine solche Steigerung auch dann eintritt, wenn nur die Splintfläche erneuert wird, so folgt, dass es wesentlich nur dieser ist, durch den die Filtration stattfindet, was auch durch die Zinnoberemulsion bewiesen wird.

No. 3. Abies pectinata, 30. November — 1. December 1876.

Dreijähriges Stammstück sammt Rinde, 63 mm lang, Holz 17,5 mm Durchmesser; destillirtes Wasser. Die Messung des Filtrates beginnt erst, nachdem die Filtration bereits eine Stunde gedauert hatte. Erste Messung ergab für $^1/_4$ Stunde 36 ccm, also pro Stunde 144 ccm, dann filtrirte das Wasser 15 Stunden ohne Messung. Darauf filtrirten pro Stunde 27 ccm.

In den folgenden 23 Stunden liefen 300 ccm durch, pro Stunde 13 ccm Mittel), darauf während 1 Stunde 10,4 ccm.

Das Holz wurde jetzt abgenommen, die Eintrittsfläche für das Wasser war schmutzig grau, vorwiegend am Frühjahrsholz; es wurde eine 0,2 mm dicke Schicht abgetragen und das Holz wieder an das Filter gesetzt:

Filtrat in der ersten Stunde = 48 ccm.

Digitized by Google

Die schmutzige Färbung des Querschnittes, wo das Wasser eintritt, rührt hier und in anderen Versuchen, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, her von einem feinen Mulm, der sich in den Oeffnungen der durchschnittenen Zellen angesammelt hat, in diese selbst aber kaum eingedrungen und nicht bis zu den gehöften Tüpfeln gelangt ist; das angewandte Wasser war frisch destillirt und erschien vollkommen krystallklar; dennoch enthielt es diesen feinzertheilten Staub, der bei der Filtration die Zellenöffnungen verstopfte.

No. 4. Abies pectinata, 28. December 1876.

Dicht über einander wurden von demselben Stamm zwei Stücke abgeschnitten und an 2 Filtern gleichzeitig beobachtet, das eine Stück *A* war 46 mm lang und hatte 26,5 mm Durchmesser; destillirtes Wasser filtrirte in den ersten 10 Minuten und gab 46 ccm, noch 20 Stunden später filtrirten in 10 Minuten 5,5 ccm.

Durch das zweite ebenso dicke, aber nur 38 mm lange Stück, welches also etwas mehr Filtrat hätte geben müssen, wurde eine Zinnoberemulsion (vergl. § 2) ebenfalls bei 160 cm Druck filtrirt; schon in den ersten 20 Minuten betrug das Filtrat nur 5 ccm, das Wasser lief ganz klar durch (in drei weiteren Stunden nur 23,5 ccm). In den nächsten 42 Stunden liefen noch 212 ccm klares Wasser durch, also pro Stunde 5 ccm.

Als jetzt das Holz aus dem Rohr genommen wurde, zeigte sich auf dem Querschnitt, durch welchen die Zinnoberemulsion bei der Filtration eingetreten war, eine sehr lehrreiche Vertheilung des Zinnobers; derselbe bedeckte die Frühlingsschichten der drei jüngeren Jahrringe als homogen rothe Schicht, dagegen waren die Herbstholzzonen ebenso wie der ganze innerste, in Kernholz verwandelte Jahrring kaum davon gefärbt; offenbar eine Folge des Umstandes, dass das durchfiltrirende Wasser nur an den Querschnittsorten reichlich Zinnober absetzt, wo es rasch und in grosser Menge in das Gewebe eindringt, also im jüngeren Frühlingsholz; wo es dagegen langsam, vielleicht gar nicht infiltrirt, am Kern- und Herbstholz, wird auch wenig oder kein Zinnober abgelagert. Derselben Ursache ist es offenbar zuzuschreiben, dass auch der Querschnitt von Rinde und Bast farblos, nicht mit Zinnober bedeckt war; auch das Rindengewebe ist so gut wie nicht filtrationsfähig, denn wäre durch dieses eine erhebliche Wassermasse filtrirt, so hätte der darin enthaltene äusserst fein zertheilte Zinnober an der Eintrittsfläche zurückbleiben müssen, was eben nicht geschah.

Von der sattrothen Fläche der drei äusseren Jahrringe wurde nun eine circa 0,2 mm dicke Schicht mit scharfem Messer abgetragen, wobei die mit Zinnober gefüllten Holzzellen von 2—4 mm Länge natürlich nicht entfernt wurden; sie blieben mit Zinnober gefüllt, aber ihre Wandungen hatten

Digitized by Google

jetzt frische, reine Querschnitte. So wurde das Holz wieder an das Filter befestigt und in dieses destillirtes Wasser 160 cm hoch gegossen. In der ersten $^1/_2$ Stunde liefen 11 ccm durch, also in 20 Minuten 7,4 ccm, nur wenig mehr, als zuerst, wo Zinnoberlösung durchfiltrirte; dies scheint zu beweisen, dass die Anfüllung der Zellenlumina und Tüpfelräume mit Zinnober es ist, was die Filtration so sehr verlangsamt; käme es auf die Querschnitte der Holzwände selbst an, so hätte jetzt, nachdem diese erneuert waren, das destillirte Wasser viel rascher durchlaufen müssen, da es bei dem Stück *A* in den ersten 10 Minuten, also in der halben Zeit 16 ccm Filtrat gab, und da eine Erneuerung des Schnittes, wenn kein Zinnober angewendet war, die ursprüngliche Filtration beinahe wieder herstellt.

No. 5. Abies pectinata, 28. December 1876.

Um zu sehen, in welcher Beziehung die Quantität des Filtrats in der Zeiteinheit zu der Länge des von dem Wasser zu durchlaufenden Holzes steht, wurde ein besonders schön gewachsenes Stammstück mit 4 Jahrringen von 29,1 mm mittlerem Durchmesser (oben 28,7, unten 29,5 mm) und 360 mm Länge an das Filter Fig. 1 gesetzt; nachdem einige Minuten lang bei 160 cm Druck destillirtes Wasser durchgelaufen, begann der Versuch, nämlich so, dass jedesmal 10 Minuten lang bei 160 cm Wasserdruck filtrirt und dann jedesmal ein genau 60 mm langes Stück von dem Holz abgesägt wurde.

Länge des Holzes.	Filtrat in 10 Min.
36 cm . . .	10,5 ccm
30 - . . .	13,5 -
24 - . . .	15,8 -
18 - . . .	21,0 -
12 - . . .	27,0 -
6 - . . .	40,0 -

Die Filtrate sind also den Längen nicht umgekehrt proportional, vielmehr geben die Filtrate als Ordinaten auf der Längenabscisse des Holzes eine Curve, welche der letzten ihre Convexität zukehrt; dasselbe Resultat ergab ein entsprechend angestellter Versuch mit Taxus baccata. Da die Filtration eine Stunde im Ganzen in Anspruch nahm, konnte sich die Querschnittsfläche, durch welche das Wasser eintrat, erheblich verändern. Wäre nämlich das Filtrat der Holzlänge umgekehrt proportional, so hätte das 6 cm lange Stück nicht 40 ccm, sondern 63 ccm Filtrat geben müssen.

Auch eine Reihe von Versuchen, wo das Wasser durch dasselbe Holzstück abwechselnd mit verschiedenen Druckkräften filtrirt, ergab zwar, dass offenbar die Filtration, wie ja selbstverständlich, von dem Druck direct abhängt, aber auch hier wird das Zahlenergebniss durch die sehr rasche Veränderung der Eintrittsfläche am Holz wesentlich getrübt.

Digitized by Google

No. 6. Abies pectinata, 4. Februar 1878.

Die oben erwähnte Thatsache, dass selbst über 1 m lange Stammstücke der Tanne (und Aeste der Fichte, Ab. excelsa) eine auf den oberen Querschnitt aufgesetzte dünne Wasserschicht sofort einsinken lassen, während eine gleiche Wassermasse unten aus dem Frühlingsholz der Jahrringe austritt, ist nur dann zu beobachten, wenn das Holz einen gewissen nicht allzu geringen Wasserreichthum besitzt; das Merkwürdige dabei ist aber, dass das Holz keineswegs mit Wasser gesättigt zu sein braucht.

Aus der Mitte eines 2 m hohen Tannenstammes, der seit 4 Wochen frei in Luft gestanden, ohne Wasser zu saugen, wurde ein 30 cm langes Stück mit 6 Jahrringen und 4 cm dick ausgeschnitten und entrindet. Eine auf den oberen Querschnitt gesetzte Wassermasse wurde sofort eingesogen, ohne dass unten Wasser austrat; dasselbe geschah bei wiederholtem Versuch.

Das Holz wurde nun gewogen und dann in einen hohen Cylinder mit Wasser gestellt, aus dem es schwimmend weit hervorragte. In 93 Stunden sog es hier 32,2 g Wasser auf, nachdem es vorher 363,2 g gewogen und ein Volumen von 425 ccm gehabt hatte. Das Holz war während dieser Saugung natürlich immer tiefer eingesunken, aber auch zuletzt schwamm es noch, d. h. es war noch lange nicht mit Wasser gesättigt (selbst in Wasser untersinkendes Holz enthält noch Luft, s. unten).

Nun wurde das Holz herausgenommen, abgetrocknet und als jetzt auf den oberen Querschnitt eine dünne Wasserschicht gesetzt wurde, trat unten sofort ebenso viel Wasser aus, wie oben einsank; wurde dieser Querschnitt aufwärts gekehrt, so sank das Wasser wieder in ihn ein und trat an dem nunmehr untern aus.

Demnach braucht das Holz nicht mit Wasser gesättigt zu sein, um diese Filtrationserscheinung zu zeigen; aber auch sehr wasserreiches, fast gesättigtes Holz, welches kaum noch im Stande ist, Wasser von aussen aufzusaugen, thut es.

Zahlreiche derartige Versuche führen überhaupt zu dem Resultat, dass Holz von sehr verschiedenem Wassergehalt, wenn es aufrecht gehalten wird, am untern Querschnitt durchaus kein Wasser ausfliessen lässt, dass dies aber sofort geschieht, wenn man eine sehr dünne Wasserschicht auf den oberen Querschnitt setzt. Es handelt sich hier also nicht etwa um einen Ueberschuss von Wasser, den das Holz nicht mehr festzuhalten vermöchte; denn ein Stück Holz, welches im Stande ist, 5—10 ccm Wasser aufzusaugen, ohne es ausfliessen zu lassen, lässt doch sofort unten Wasser austreten, wenn oben einige Cubik-Millimeter aufgesetzt werden; warum wird nun dieses kleine Quantum nicht festgehalten, da doch ein viel grösserer im Holz noch Raum findet?

Digitized by Google

§ 4. Imbibition, Hygroskopicität und Quellung der Holzzellwände.

Um hier etwaigen Irrthümern zu begegnen, wird es nicht überflüssig sein zu bemerken, dass in diesem Paragraph nicht etwa von der Wasseraufnahme und Volumenänderung von Holzstücken die Rede ist. Ein beliebig abgeschnittenes Holzstück, in Wasser gelegt, kann dieses einsaugen und dabei sein Volumen vergrössern; dasselbe, an die Luft gelegt, kann Wasser verlieren und dabei sein Volumen verkleinern. Aber Wasseraufnahme und -Abgabe stehen in keinem constanten Verhältniss zur Volumenänderung, diese lässt sich aus jener nicht beurtheilen, weil die Volumenänderung ausschliesslich von den Quellungserscheinungen der Zellwände herrührt, die Aufnahme und Abgabe des Wassers dagegen auch von den Hohlräumen der Zellen abhängt; diese können Wasser aufnehmen und abgeben, ohne dass dabei der Imbibitionszustand und das Volumen der Zellwände selbst irgendwie verändert wird; erst dann, wenn die Hohlräume der Zellen kein Wasser mehr enthalten, wird ein weiterer Wasserverlust die Imbibition der Wände und ihr Volumen vermindern, und erst wenn dies eingetreten ist, wird eine Wasseraufnahme ihr Volumen wieder vergrössern. Es wäre also ganz vergebliche Mühe, die Imbibition und Quellung der Holzzellwände aus den Volumenänderungen grösserer Holzstücke direct erschliessen zu wollen; da die Quellung der Zellwände, nur insofern sie ihre Fläche trifft, das Volumen des grösseren Holzstückes verändert; quellen die einzelnen Wände in ihrer Dicke, so braucht das Volumen des ganzen Holzes sich gar nicht zu verändern, indem es genügt, dass durch die Verdickung der Wände die Zellenlumina verkleinert werden.

Es ist aber für die Beurtheilung der inneren Zustände des Holzes und der Bewegung des Wassers in ihm von Bedeutung zu wissen, wie sich die Wand einer Holzzelle verändert, wenn sie zwischen ihre Moleküle Wasser aufnimmt oder es abgiebt, und wie es mit der Verschiebbarkeit des Wassers in den Molekularinterstitien der Wandmasse sich verhält.

Um auf diese Fragen näher eingehen zu können, ist es aber nöthig, vorher eine richtige Vorstellung von dem Vorgang der Imbibition und Quellung zu gewinnen, und die durchaus falsche Ansicht abzulegen, als ob die Imbibition ein besonderer Fall der Capillarität wäre und die Bewegung des imbibirten Wassers mit capillaren Bewegungen verglichen werden könnte[1]. Ich wiederhole betreffs dieses Punktes zunächst, was ich darüber bereits in der vorläufigen Mittheilung gesagt habe.

---

1) Dass die Capillartheorie in keiner Weise im Stande ist, die Saftbewegung im Holz zu erklären, geht schon aus Nägeli's und Schwendener's (das Mikroskop 2. Aufl. § 371) Erwägungen hervor und zwar um so schlagender, als diese Forscher die Capillartheorie ihren Betrachtungen zu Grunde legen.

Digitized by Google

Diese Ansicht, dass die Imbibition nur ein besonderer Fall der Capillarität sei, wurde zuerst von DE LUC [1]) ausgesprochen, und zwar weil hygroskopische Körper, nachdem sie mit Wasser vollgesogen sind, in Alkohol gebracht, anscheinend ihren Imbibitionszustand beibehalten. Die Thatsache ist jedoch unrichtig aufgefasst. Bringt man wasserfreie quellungsfähige Körper, wie thierischen Leim, geronnenes trockenes Eiweiss, trockene Laminarienstämme u. s. w. in fast wasserfreien Alkohol (98 %), so quellen sie darin niemals auf, nehmen an Gewicht nicht oder nur ganz unerheblich zu. Bringt man sie trocken ins Wasser, so nehmen sie sehr viel davon auf, wie die Wägung zeigt, und vergrössern ihr Volumen nahezu um das Volumen des aufgenommenen Wassers. Diese Volumenzunahme beweist, dass das Wasser nicht in präformirte Hohlräume (Capillaren) eindringt, sondern dass es die Moleküle der Substanz auseinander drängt und zwar nur um so viel, als sein eigenes Volumen beträgt [2]). Lässt man einen so vollgesogenen Körper wieder austrocknen, so nimmt er das frühere Volumen wieder an, die Hohlräume, welche das Wasser erzeugt und ausgefüllt hatte, verschwinden, die Moleküle legen sich wieder aneinander. Alkohol und dickes Glycerin sind nicht befähigt, die Moleküle trockener quellungsfähiger Körper auseinander zu drängen und dringen daher auch nicht in diese ein. Da nun also Hohlräume, in welche das Wasser oder Glycerin oder Alkohol ohne Weiteres eindringen könnte, in trocknen Körpern dieser Kategorie nicht vorhanden sind, so kann von einer Vergleichung dieses Vorganges mit dem capillären Eindringen der Flüssigkeiten in grosse Körper wohl kaum die Rede sein.

Wenn Wasser, Alkohol oder andere Flüssigkeiten in Körper eindringen, welche im trockenen Zustand wirklich capillare Hohlräume besitzen, wie gegossener Gyps, Kreide, gebrannter Thon, so treiben sie die in den Hohlräumen enthaltene Luft vor sich her, die man aufsammeln und messen kann; wenn das Wasser dagegen in einen trockenen quellbaren Körper eindringt, so wird keine Luft ausgetrieben, eben weil es in Räume eindringt, die es sich selbst erst öffnet.

Werden quellbare trockene Körper, die Alkohol oder Glycerin nicht aufnehmen, erst in Wasser gelegt, bis sie völlig aufgequollen sind, und bringt man sie sodann in sehr starken Alkohol oder in Glycerin, so kann die Wirkung je nach der Natur des Körpers eine sehr verschiedene sein. Leim zieht sich energisch zusammen, indem ihm das Quellungswasser entzogen wird, ohne dass ein gleiches Volumen Alkohol oder Glycerin eindringt. Ganz anders verhält sich Laminaria; sie zieht sich in 98 procen-

---

1) DE LUC in Philos. Transactions 1791. p. 12. In der vorläufigen Mittheilung ist leider die Jahreszahl falsch gedruckt worden.

2) Abgesehen von der geringen Volumenminderung, die bei der mit Wärmebildung verbundenen Verdichtung eintritt.

Digitized by Google

tigem Alkohol nur wenig zusammen, und wie Wägungen und Volumenbestimmungen zeigen, tritt Alkohol in die von dem Wasser verlassenen Räume. Dabei verändert sich aber der innere Zustand der Laminaria; sie war im wasserhaltigen Zustand biegsam, weich; im Alkohol wird sie hart und brüchig. Selbst dann, wenn man den statt des Wassers eingedrungenen Alkohol durch Wärme vertreibt, zieht sich die Laminaria nicht mehr auf ihr früheres Trockenvolumen zusammen; sie enthält jetzt offenbar capillare Hohlräume, die mit Luft gefüllt sind, denn sie schwimmt auf Wasser, während die trockene Laminaria sonst sofort untersinkt [1]). Der Alkohol hat also nicht die Fähigkeit, die Moleküle der Zellwände, wenn diese trocken sind, auseinander zu drängen; hat das Wasser sie aber auseinander gedrängt, so dringt der Alkohol in die vom Wasser eingenommenen Räume ein, weil er bei seinem Vordringen die Moleküle der Zellhäute unbeweglich macht, die Zusammenziehung hindert. Diese Erfahrungen erklären nun auch, warum der Alkohol als formerhaltendes Conservirungsmittel für Pflanzen so ausgezeichnete Dienste leistet; er tritt an die Stelle des Wassers der Zellhäute, indem er die Zusammenziehung der Moleküle derselben verhindert. Legt man ganz frische Pflanzen in Alkohol, so behalten sie ihr frisches, legt man welke Theile hinein, so behalten sie ihr welkes Aussehen. Das innerhalb der so erstarrten Zellwände liegende Protoplasma contrahirt sich dagegen, indem es im Alkohol erstarrt.

Besser als mit der Capillarität poröser Körper mag die Imbibition der Zellhaut mit dem Vorgang der Auflösung eines Salzes verglichen werden. Wie das lösende Wasser von einem Krystall Moleküle abreisst und diese zwischen die eigenen aufnimmt, ebenso reisst der trockene imbibitionsfähige Körper Wassermoleküle ab und schiebt sie zwischen seine eigenen hinein [2]). Beide Vorgänge bedürfen viel Zeit. Sind aber die Wassermoleküle endlich zwischen denen des quellbaren Körpers gleichmässig vertheilt, so werden sie dort eben so festgehalten, wie die im Lösungswasser vertheilten Salzmoleküle.

Die in einer imbibirten Zellhaut enthaltenen Wassermoleküle drücken offenbar ebenso wenig aufeinander, wie die Salzmoleküle in einer Lösung [3]); so wenig, wie die gelösten Salzmoleküle einen Krystall, ebenso wenig bilden die imbibirten Wassermoleküle eine zusammenhängende Flüssigkeitsmasse, was in einem porösen capillaren Körper allerdings der Fall ist. In einem solchen mit präformirten Capillaren versehenen Körper hängt daher

1) Selbst in einer Lösung von salpetersaurem Kalk von 1,37 sp. Gewicht.

2) Und dieser Vorgang kann sich bei sehr quellungsfähigen Körpern (wie Leinsamenschleim) so steigern, dass die Moleküle selbst sich in Wasser vertheilen, ein Vorgang, den man doch unmöglich als Capillarität deuten kann.

3) Wäre dies der Fall, so müsste der Salzgehalt des Meerwassers in grossen Tiefen grösser sein als in geringen, was durch Beobachtung widerlegt ist.

Digitized by Google

die capillare Steighöhe von dem Gewicht der continuirlichen Wassersäule ab, und diese übt einen ihrer Höhe entsprechenden Druck auf die Wände. In einem imbibirten Körper kommt das Gewicht des Wassers nicht in Betracht. Es ist daher gleichgiltig, ob sich das imbibirte Wasser in den Zellwänden eines Baumes 20 oder 100 Meter hoch befindet.

Noch anschaulicher ist vielleicht der Vergleich des in einer Zellhaut oder sonst einem imbibitionsfähigen und quellbaren Körper imbibirten Wassers mit dem Zustand des Krystallwassers, von welchem ja auch Niemand annehmen wird, dass es in capillaren Hohlräumen des Krystalls enthalten sei. Auch das Krystallwasser ist zwischen den Molekülen des Salzes in einer Form vorhanden, in welcher es nicht mehr als Flüssigkeit bezeichnet werden kann, in einer Form, welche es hindert, dass die Wassermoleküle auf einander drücken und den hydrostatischen Gesetzen unterliegen, die für eine noch so dünne capillare Wassersäule gelten. Wie das Imbibitionswasser kann auch das Krystallwasser wenigstens in manchen Fällen durch Wärme verdunsten; dann aber wird freilich die Krystallform zerstört; dies ist aber im Grunde kein Einwand, denn man hat allen Grund, anzunehmen, dass auch viele Zellhäute und Protoplasma bei völliger Austrocknung eine moleculare Veränderung erleiden, die sie unfähig macht, in normaler Weise am Leben der Pflanze sich zu betheiligen. Zwar giebt es ja viele Pflanzen, die längere Zeit lufttrocken bleiben und dann mit Befeuchtung wieder aufleben können; das ist aber ihre Besonderheit; denn andere, wie die Samen vieler Wasserpflanzen (Trapa, Zizania) und des Kaffees, vertragen nicht einmal eine kurze Austrocknung an der Luft, geschweige denn eine vollständige Wasserentziehung. Wenn letztere die Pflanzen tödtet, so kann es eben nur darauf beruhen, dass das nach der Austrocknung eindringende Wasser nicht mehr diejenige Molecularstructur vorfindet, die vor der Austrocknung vorhanden war.

Diese Vergleichungen der Imbibition und Quellung mit den Lösungsvorgängen und dem Krystallwasser zeigen, dass es Zustände des Wassers giebt, die kein Naturforscher als auf Capillarität gegründet anerkennen wird, und die sich doch mit dem Zustand des Wassers in einer imbibirten Zellhaut vergleichen lassen.

Indem ich nun auf die Imbibition der Holzzellwände speciell eingehe, kommt es mir vorwiegend darauf an, zwei Fragen zu beantworten; erstens die nach der Sättigungscapacität mit Wasser und dann die Frage nach der Verschiebbarkeit des imbibirten Wassers in der Holzwand.

A. Sättigungscapacität der Holzwand für Wasser.

Es sind früher zahlreiche Versuche in der Art gemacht worden, dass man gemessene trockene Holzstücke so lange in Wasser legte, bis die Ein-

Digitized by Google

saugung und Quellung aufhörte[1]. Derartige Beobachtungen, so werthvoll sie für manche andere Zwecke sein mögen, geben aber, wie schon gesagt, keine Auskunft darüber, wie viel Wasser in die Holzzellwand als Quellungswasser eindringen kann; schon das Ergebniss, dass das aufgesogene Wasservolumen vielmal grösser ist als die Volumenzunahme des Holzstückes, zeigt, dass der grösste Theil des Wassers nicht zur Quellung der Wände, sondern zur Ausfüllung der Hohlräume der Zellen verwendet worden ist. Auch zeigen die Zahlen von Weisbach, dass zwischen der Quellung und dem Volumen des aufgesogenen Wassers bei gleichartigem Holz kein constantes Verhältniss besteht, was dagegen bei der Imbibition der einzelnen Wand nothwendig der Fall sein muss. So zeigt Weisbach's Tabelle z. B., dass Tannenholz das eine Mal auf 100 Gewichtstheile des trockenen Holzes 83 Wasser aufnahm, und sein Volumen um 3,6 % vermehrte, während ein anderes Stück Tannenholz 94 Wasser aufnahm und sein Volumen um 7,2 vermehrte; ähnlich war es bei Ahorn, Aspe, Birke, Eiche, Erle, Fichte. Derartige Versuche beweisen daher nichts für unsere Frage, sie beweisen aber, dass, wenn man ein trockenes Stück Holz in Wasser legt, dieses sehr reichlich in die Zellhöhlungen eindringt, was nur dann möglich ist, wenn letztere sehr verdünnte Luft enthalten, worauf ich unten zurückkomme.

Ich habe verschiedene Methoden versucht, unsere Frage experimentell zu beantworten, bin aber erst nach langem Bemühen auf einen Weg gekommen, der zum Ziele führend das überraschende Resultat liefert, dass ein Volumen Holzzellwand nur ungefähr ein halbes Volumen Wasser zu imbibiren vermag.

Um zu einem befriedigenden Ergebniss zu gelangen, ist vor Allem nöthig, dass die benutzten, vorher getrockneten Holzstücke nicht mit flüssigem Wasser in Berührung kommen, da dieses, wie ich noch zeigen werde, z. Th. in capillare Spalten eindringt, z. Th. aber in die Zellenlumina hineingepresst wird. Ausserdem müssen die Holzstücke dünn sein, damit die Aufsaugung des Wasserdampfs in kurzer Zeit vollendet wird, bevor Pilze auf dem Holze sich ansiedeln.

Um die Ergebnisse der zu beschreibenden Beobachtungen in eine physiologisch verwerthbare Form zu bringen, habe ich die imbibirte Wassermasse nicht auf das Gewicht, sondern auf das Volumen der Zellhautmasse bezogen; dies ist aber nur dann möglich, wenn man das specifische Gewicht derselben kennt; in einem folgenden Paragraph werde ich zeigen, dass es zweckmässig ist, dieses so anzunehmen, dass 100 g als 64 ccm gelten.

---

1) Vergl. Laves im polyt. Centralblatt von Hülse und Weinlig 1837. p. 799 und Julius Weisbach, ibidem 1845. p. 570, auch Sachs, Exper. Physiologie 1865. p. 432.

Digitized by Google

Ich lasse einige Versuche in ausführlicher Beschreibung folgen, weil nur eine solche ganz verständlich sein dürfte.

No. 7. Pinus sylvestris, Februar u. März 1878.

In eine Schachtel von dünnstem Messingblech mit sehr gut schliessendem Deckel wurden 16 Stücke von circa 4 cm im Geviert von ausgesucht dünnen und reinen Hobelspänen gelegt; die offene Schachtel blieb im Trockenofen so lange, bis kein Gewichtsverlust mehr eintrat; vor den Wägungen wurde jedesmal der Deckel auf die noch heisse Schachtel gesetzt und dann diese hinreichend abgekühlt gewogen; dieses Verfahren hatte den Zweck, die hygroskopische, bei 100° C. getrocknete Substanz vor dem Wasserdampf der Luft zu schützen.

Das trockene Holz wog 5,675 g.

Die Hobelspäne blieben in der offenen Schachtel, welche selbst in dem mit Wasserdampf gesättigten Raum eines grossen Glascylinders stand, dessen Boden mit Wasser bedeckt war; Temp. = 15—17° C.; es wurde oft gewogen und folgende Gewichtszunahmen durch imbibirten Wasserdampf gefunden:

	Gewichtszunahme:
nach 14 Stunden . . .	0,530 g
nach weiteren 24 - . . .	0,360 -
- - 24 - . . .	0,160 -
- - 24 - . . .	0,080 -
- - 48 - . . .	0,120 -
- - 48 - . . .	0,070 -
- - 48 - . . .	0,067 -
- - 96 - . . .	0,093 -
- - 96 - . . .	0,069 -
- - 31 Tagen . . .	0,201 - [1]
in 48 Tagen . . .	1,750 g

Demnach haben 5,675 g trockenes Holz
aufgenommen 1,750 - Wasser
oder 100 g Holz aufgenommen 30,83 g Wasser
64 ccm Holz aufgen. 30,83 ccm Wasser
100 - - - 48,2 - -

No. 8. Pinus sylvestris, Februar u. März 1878.

Ganz in derselben Art wurde abgesiebtes feines Sägemehl von Kiefernholz behandelt.

1) In den letzten Tagen war keine Gewichtszunahme mehr zu bemerken.

Digitized by Google

In 48 Tagen haben 10,470 g trockenes Holz
aufgenommen 3,447 – Wasser
also 100 g Holzmehl nahmen auf 32,92 g Wasser
oder 64 ccm Holzwand – – 32,92 ccm Wasser
– 100 – – – – 51,4 – – [1]

Das bei diesen Versuchen von dem Holz aufgenommene Wasser war aus der feuchten Luft condensirt. Die Frage war nun, nimmt Holz aus der feuchten Luft so viel Wasser auf, dass es damit das Quellungsmaximum erreicht?

Wenn das hygroskopische, aus der Luft aufgenommene Wasser wirklich das Quellungsmaximum der Holzwände erzeugt, so müssen diese dabei wieder die Form und das Volumen annehmen, die sie vor dem Versuch bei völliger Durchfeuchtung hatten. Mikroskopisch ist dies nicht zu beweisen. Dagegen kann man aus dem Verhalten der beim Austrocknen erhaltenen Spalten schliessen, ob das Quellungsmaximum eingetreten ist.

Schliesst sich ein bei dem Austrocknen (bei 100° C.) entstandener und weit klaffender Radialspalt einer Holzquerscheibe durch hygroskopische Wasseraufnahme ganz vollständig, so dass der Spalt gar nicht mehr zu sehen ist, so muss das Quellungsmaximum eingetreten sein; denn das Holz befindet sich dann wieder in dem Zustand, den es besitzt, wenn es ganz mit Wasser durchtränkt ist.

Dieser Erfolg tritt nun wirklich ein und die bei dem Schliessen des Spaltes aufgenommene Wassermenge repräsentirt also das Quellungsmaximum der Wände. Es ist aber auch nicht anzunehmen, dass bis zu dieser Zeit ein Theil aufgenommenen Wassers in die Zellräume eindringe; weil gar kein Grund vorliegt, warum noch vor Eintritt des Quellungsmaximums oder auch später Wasser aus den Zellwänden in die Zellenräume austreten sollte; letzteres könnte geschehen und geschieht wirklich, wenn das Holz mit flüssigem Wasser in Berührung ist, aber nicht wenn das Wasser aus der Luft erst durch die Zellwand condensirt werden muss.

Ich glaubte anfangs, der Versuch liesse sich auch so anstellen, dass man eine feuchte Holzscheibe ohne Riss so lange in trockner Luft hängen lässt, bis ein radialer Riss von selbst entsteht, in diesem Augenblicke wägt, dann trocknet und so bestimmt, wie viel Wasser im Augenblick des Reissens vorhanden war; denn offenbar tritt die Rissbildung erst ein, wenn alles Wasser in den Zellhöhlen verdunstet ist und das Imbibitionswasser selbst zu verdunsten beginnt; es zeigte sich jedoch, dass die Austrocknung der Wände selbst schon weit fortgeschritten sein muss, bevor der Spalt ent-

---

1) Ganz in derselben Art wurde Stärke behandelt und es fand sich, dass (wenn man das specif. Gewicht der Stärke zu 1,54 annimmt) 100 ccm Stärke 38,3 ccm Wasser hygroskopisch aufsaugen.

Digitized by Google

steht; offenbar in Folge der Zähigkeit und Cohärenz des Holzes. Ich führe daher nur einige Versuche an, wo ich umgekehrt vom trockenen, bereits mit einem Riss versehenem Holz ausging und den Riss durch Aufnahme von Wasserdampf sich schliessen liess.

Nr. 9. Abies pectinata, März 1878.

Mitten aus einem sehr wasserreichen Tannenstamm mit 8 Jahrringen wurde eine 7,5 mm dicke, 58,5 mm im Durchmesser breite Scheibe auf der Drehbank abgeschnitten, so dass die Querflächen glatt waren; das Mark wurde sammt der Markkrone ausgebohrt. Die Scheibe wurde in trockene Luft gehängt, und als hinreichend Wasser verdunstet war, entstand ein radialer Spalt, der am centralen Bohrloch eng war, am Umfang weit klaffte.

Die Scheibe wurde nun bei 100° C. getrocknet und wog 7,71 g.

In diesem Zustand wurde sie auf ein nur wenig angefeuchtetes Filtrirpapier gelegt und mit Glasglocke bedeckt. Nach 13 Stunden hatte sich der Spalt so vollkommen geschlossen, dass man ihn gar nicht mehr erkannte. Die Scheibe wog jetzt 9,922 g, hatte also 2,212 g Wasser aufgenommen. Demnach hatten

	100 g Holz aufgenommen	29,7 g	Wasser
oder 64 ccm Holzwand	-	29,7 ccm	-
oder 100 - -	-	46,4 -	-

Die Scheibe wurde nun abermals aufgehängt und, als nach 1 Stunde der Spalt wieder klaffte, auf feuchtes Papier gelegt, bis er sich wieder schloss. Diesmal ergab die Rechnung, dass

100 ccm Holzwand aufgenommen 44 ccm Wasser.

Dies ist nahezu derselbe Werth, wie der vorige; das zur Erreichung des Quellungsmaximums nöthige Wasser ist weniger als das halbe Volumen der Zellhautmasse. Dieselbe Scheibe wurde wieder getrocknet, bis sie klaffte, und dann in feuchte Luft gehängt (Cylinder unten mit Wasserschicht); nach 7 Tagen schloss sich der Spalt und die Scheibe wog 9,770; wieder in die feuchte Luft gehängt, nahm sie jedoch später noch 0,04 g Wasser auf. Das heisst, bis zum Schliessen des Spaltes hatte sie 2,06 g, in den folgenden 8 Tagen nur noch 0,04, also nur äusserst wenig mehr aufgenommen, was beweist, dass mit dem Schliessen des Spaltes die Quellung so gut wie beendigt ist.

Demnach hatten jetzt

	100 g Holz aufgenommen	27,2 g	Wasser
oder 64 ccm Holzmasse	-	27,2 ccm	-
oder 100 - -	-	42,5 -	-

Was wieder mit den obigen Werthen genügend übereinstimmt.

Die Wägungen wurden auch hier in der unter No. 7 erwähnten Messingschachtel vorgenommen.

Digitized by Google

Wie ganz anders die Sache sich gestaltet, wenn man die bei 100° C. getrocknete Holzscheibe in eine niedrige (1 cm hohe) Wasserschicht hält oder auf ganz nasses Papier legt, davon habe ich mich wiederholt überzeugt. Das Wasser dringt mit enormer Gewalt ein, in Folge der raschen, aber unregelmässigen Quellung entsteht ein Prasseln und Knistern, wie wenn man eine Schwefelstange in der Hand erwärmt; das eindringende Wasser treibt Luftblasen aus und in wenigen Minuten schliesst sich der Spalt. Das so eindringende Wasser aber steigt z. Th. in capillaren Spalten empor, die bei dem Trocknen entstanden sind; davon überzeugt man sich leicht, wenn man die trockene, wo möglich noch warme Scheibe auf eine 2—3 mm hohe Schicht Zinnoberemulsion legt; binnen kurzem erkennt man am oberen Querschnitt der Scheibe rothe Adern, von denen aus das Wasser die ganze obere Fläche befeuchtet. Auch dringt das Wasser offenbar in die mit sehr verdünnter Luft gefüllten Zellenlumina selbst ein, denn die beschriebene Scheibe nahm auf diese Art pro 100 ccm Holzwandmasse 145 ccm Wasser auf, also 3,5 mal so viel, als zur Erreichung des Quellungsmaximums nöthig war.

No. 10. Prunus domestica (Asi), October 1878.

Eine auf der Drehbank hergestellte Querscheibe von 49 mm Durchmesser und 4,5 mm Dicke. Das Mark und das ganze Kernholz mittels eines Korkbohrers ausgebohrt; centrales Loch 15 mm weit. Lufttrocken geworden, klaffte der entstandene radiale Riss an der Peripherie 10,5 mm weit. Die Scheibe wurde bei 100° C. getrocknet (in Blechkapsel) und wog trocken 4,780 g.

In feuchte Luft gehängt, schloss sich der Spalt nach 8 Tagen; die Scheibe wog jetzt 6,332 g, hatte also 1,552 g Wasser; woraus sich berechnet:

	für 100 g Holz	aufgenommenes	Wasser	= 32,4 g
oder 64 ccm	Holzwandmasse	-	-	= 32,4 ccm
oder 100 -	-	-	-	= 50,6 -

Demnach ergaben die vier beschriebenen Versuche auf 100 ccm Holzwandmasse:

Pinus sylv.-Späne . .	48,2 ccm	aufgen.	Wasser	
- - Sägemehl .	51,4 -	-	-	
Abies pect.	42,5 -	-	-	
Prunus dom.	50,6 -	-	-	

Mittel = 48,2.

Die Uebereinstimmung dieser Zahlen ist hinreichend für unseren Zweck; sie zeigt, dass die hygroskopische Sättigung der Holzwände hinreicht, denselben das Quellungsmaximum zu ertheilen, und dass das dazu nöthige Wasser nur circa das halbe Volumen der trockenen Holzwand ausmacht.

Digitized by Google

Man kann sich von der Thatsache, dass die hygroskopische verholzte Zellwand aus feuchter Luft so viel Wasser aufnimmt, bis das Quellungsmaximum erreicht ist, auch an den schraubig gedrehten Grannen von Erodium gruinum überzeugen; hängt man diese ganz trocken in feuchte Luft, so strecken sie sich nach 1—2 Tagen fast genau gerade, d. h. sie nehmen die Form an, die sie auch in Wasser liegend annehmen.

In der vorläufigen Mittheilung, wo ich die oben beschriebenen Beobachtungen noch nicht gemacht, hatte ich die Wassercapacität der Holzwände ihrem eigenen Trockenvolumen gleich angenommen, so also, dass 100 ccm Holzwand sich mit 100 ccm Wasser sättigen würden; diese nur vorläufige, aber irrthümliche Annahme ist nun dahin zu berichtigen, dass ein Volumen trockener Holzwand nur ungefähr $^1/_2$ Volumen Wasser einsaugt, um das Quellungsmaximum zu erreichen.

Daraus folgt nun aber keineswegs, dass etwa eine Holzzelle oder ein grösseres Holzstück, wenn es aus dem trockenen in den gesättigten Zustand übergeht, um die Hälfte des ursprünglichen Volumens zunehmen müsse, denn die äussere Volumenzunahme einer ganzen Zelle und also auch eines grösseren Holzstückes hängt nur von der in den Richtungen der Fläche der Zellwände stattfindenden Wassereinlagerung ab; sie ist von der Einlagerung in Richtung der Dicke der Zellhaut ganz oder zumeist unabhängig. Die oben citirte Tabelle von Weisbach zeigt in der That, dass trockene, dann mit Wasser gesättigte Holzstücke ihr äusseres Volumen nur um 5 bis 13 % vermehren; da aber nach meinen obigen Bestimmungen die Volumenzunahme der Zellwand selbst circa die Hälfte ihres Trockenvolumens, also circa 50 % ausmacht, so muss die Holzzellwand vorwiegend in Richtung ihrer eigenen Dicke quellen. Genaueres über die Quellung in den verschiedenen Richtungen eines Holzstückes erfährt man aus der citirten Tabelle von Laves; sie zeigt, dass die äusserlich messbare Quellung in peripherischer Richtung 3 bis 12 %, in radialer 1 bis 6 %, in longitudinaler aber nur $^1/_{100}$ bis $^7/_{10}$ % beträgt. Diese Angaben beziehen sich jedoch ebenfalls nur auf die Flächenausdehnungen der einzelnen Zellwände, nicht aber auf ihre Quellung in Richtung der Dicke, da diese vorwiegend durch Verengerung der Zellenlumina sich geltend machen muss.

So lange in den Hohlräumen des Holzes überhaupt noch Wasser enthalten ist, werden diese Volumenänderungen, welche durch Austrocknung und Quellung der Holzwände bewirkt sind, an der lebenden Holzpflanze kaum zur Geltung kommen; da jeder etwaige Verlust an Imbibitionswasser der Zellwände aus dem im Hohlraum enthaltenen Wasser sofort ausgeglichen werden kann. Gefährlich für die Holzpflanze wird die Sache aber dann, wenn die Hohlräume der Holzzellen gar kein flüssiges Wasser mehr enthalten und doch noch Wasser aus den Zellwänden selbst austritt; in diesem Falle müssen die Holzwände schwinden, am stärksten in peripherischer Richtung. Die bei grosser Kälte entstehenden Frostspalten der

Digitized by Google

Baumstämme erklären sich so; denn das Gefrieren des Wassers im Holz wirkt wie Austrocknung (vergl. mein Lehrbuch IV. p. 703); aber auch in der Längsrichtung muss Austrocknung und Gefrieren des Holzwassers Veränderungen hervorrufen und zwar Krümmungen, wenn die Zusammenziehung auf der einen Seite der Längsaxe kleiner als auf der andern ist; auf diese Art erklären sich die Bewegungen der Baumäste bei starker und wechselnder Kälte (vergl. mein Lehrbuch IV. Aufl. p. 697) und ebenso die Wirkung der sogen. Asthygrometer.

Uebrigens war der Zweck meiner Untersuchung über die Wassercapacität der Holzzellwand ein ganz anderer; mir kam es, wie schon in der vorläufigen Mittheilung angedeutet, darauf an, aus dieser Eigenschaft zu berechnen, ob und wieviel Wasser unter Umständen in den Hohlräumen des Holzes und wie viel davon in den Wänden enthalten sei; worauf ich später zurückkomme.

B. Die Verschiebbarkeit des Imbibitionswassers

zwischen den Molekülen der verholzten Zellwand ist das Problem, welches der Erforschung der Ursachen des aufsteigenden Saftstromes der Holzpflanzen zu Grunde liegt. Dass das Problem unrichtig aufgestellt und deshalb einer Erklärung unzugänglich gemacht wurde, indem man die mit Quellung verbundene Imbibition der Zellwände irrthümlicher Weise unter die Gesetze der Capillarität stellte, habe ich oben bereits angedeutet. Nachdem dieser Irrthum als solcher erkannt ist, kommt es nun darauf an, auf der richtigen Basis weiter zu bauen. Da tritt aber vor Allem die merkwürdige Thatsache hervor, dass die Imbibitions-Eigenschaften der Holzwände von denen anderer nicht verholzter sehr wesentlich verschieden sind. Die Holzzellwand unterscheidet sich von anderen Zellwänden dadurch, dass ihre Sättigungscapacität so gering ist, und dadurch, dass ihr Imbibitionswasser so leicht verschiebbar, leicht beweglich ist; letztere Eigenschaft ist aber gerade die werthvollste der Holzzellwand, denn auf ihr beruht die Möglichkeit des aufsteigenden Wasserstroms der Landpflanzen, durch den die von den Wurzeln aufgenommenen Nahrungsstoffe den transpirirenden und assimilirenden Blättern mit merkwürdiger Geschwindigkeit zugeführt werden. Dass diese bei starker Transpiration oft 1, selbst bis 2 Meter in der Stunde betragen kann, habe ich in meinem »Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms« (voriges Heft p. 182) gezeigt.

Hier möchte ich nur noch speciell darauf hinweisen, dass gerade in sehr stark quellbaren Zellhäuten eine solche Verschiebbarkeit des Imbibitionswassers nicht existirt und dass es eben die specifische Eigenschaft verholzter Zellwände ist, das Imbibitionswasser zwischen ihren Molekülen in einem leicht beweglichen Zustande zu enthalten. Dass nur Holzzellen die Fähigkeit besitzen, Wasser mit namhafter Geschwindigkeit in den

Digitized by Google

Molekularinterstitien ihrer verholzten Wände fortzuleiten, davon kann man sich durch einfache Beobachtungen leicht überzeugen. Während ein holziger abgeschnittener transpirirender Laubspross frisch bleibt, wenn sein unteres von Rinde entblösstes Ende in Wasser taucht, welkt er dagegen sofort, wenn man unten das Holz entfernt und dafür die Rinde in Wasser tauchen lässt. Hätten die Elemente der Rinde, vor Allem die den Holzfasern sonst so ähnlichen dickwandigen, aber nicht verholzten Bastzellen und die Collenchymzellen die Eigenschaft, das Wasser mit derselben Geschwindigkeit fortzuleiten, so müsste der Erfolg eines derartigen Versuchs ein wesentlich anderer sein. Auch das Gewebe der Moose und Flechten entbehrt einer genügenden Leitungsfähigkeit, um dieselben in einer nur einigermassen trockenen Luft saftig zu erhalten, auch wenn die unteren Theile in feuchtem Boden sich befinden; unter Verhältnissen, wo stark transpirirende holzige Pflanzen vollkommen frisch bleiben.

Sehr instructiv sind in dieser Beziehung die Stämme von Laminarien. Stellt man einen lufttrockenen Stiel mit dem unteren Ende in Wasser, selbst so, dass das aus dem Wasser in die Luft aufragende Stück nur einige Centimeter lang ist, so quillt zwar der unmittelbar im Wasser befindliche Theil ausserordentlich auf; allein unmittelbar über dem Wasserniveau erfolgt keine Quellung, selbst nach Wochen nicht, der Stiel bleibt hart und fast trocken, selbst dann, wenn die umgebende Luft mit Wasserdampf beinahe gesättigt ist. Frische saftige Laminarienstiele, ebenso behandelt, liessen ihren in Luft ragenden Theil austrocknen und nur der in Wasser tauchende untere blieb feist und wasserreich.

Das überaus quellungsfähige Gewebe der Laminaria verhält sich in dieser Hinsicht wie Stärkekleister und Traganthgummi. Bindet man ein hinreichend weites Glasrohr von circa 30—40 cm Höhe unten mit Leinwand oder Fliesspapier zu, füllt es dann mit Stärkepulver und taucht das untere Ende der Röhre in siedendes Wasser, so bildet sich sofort eine dünne Schicht Kleister, die aber jedes weitere Eindringen von Wasser hindert; man kann die Röhre 10 oder mehr Centimeter tief in dem kochenden Wasser verweilen lassen, es tritt keine weitere Kleisterbildung ein, weil die zuerst gebildete dünne Kleisterschicht wasserdicht ist und ihr eigenes Wasser keineswegs an die auf ihr liegenden Stärkekörner abgiebt; lässt man das Rohr nunmehr tagelang in Wasser stehen, so dass auf die untere Kleisterschicht ein Wasserdruck von 20—30 cm einwirkt, so dringt doch kein Wasser ein; man braucht nur das Rohr umzukehren und die Stärke auszuschütten, um zu sehen, dass sie bis an die Kleisterschicht staubig trocken ist. Derselbe Versuch giebt dasselbe Resultat mit fein pulverisirtem Traganthgummi, wobei man nicht nöthig hat, heisses Wasser anzuwenden, da diese Substanz durch kaltes Wasser hinreichend quillt und der gequollene Schleim weder Wasser durchlässt, noch auch solches an die über ihm liegende staubige Masse abgiebt. Es scheint, dass

Digitized by Google

diese Eigenschaft stark quellender Substanzen bisher unbekannt war oder doch nicht wissenschaftlich verwerthet wurde. Aber auch die Holzzellwand kann in einen ähnlichen Zustand übergehen und ihre normalen Imbibitionseigenschaften völlig verlieren und zwar durch blosse langjährige Austrocknung an der Luft. Als ich einen aus Kiefernholz geschnittenen Cylinder von 25 cm Länge und 3 cm Dicke Monate lang unter Wasser hatte liegen lassen, schwamm er noch immer, als er frei gelassen wurde, und fast so stark, wie anfangs. Als ich ihn nun mit dem Messer zerschnitt, zeigte sich, dass eine 2—3 mm dicke äussere Holzschicht ein eigenthümlich homogenes, speckiges Aussehen angenommen hatte und allein ganz durchfeuchtet war; innerhalb dieser Schicht machte das Holz den Eindruck frischen, lufttrockenen Holzes. Die äussere, speckige, wasserreiche Schicht hatte den Zutritt des Wassers zum Innern gehindert. Wahrscheinlich geht mit dem zu manchen technischen Zwecken benutzten Holze eine ähnliche Veränderung vor; es wäre sonst kaum zu begreifen, wie in hohen Fässern und noch mehr in hölzernen Wasserleitungsröhren und hölzernen Brunnenröhren das Wasser so dicht eingeschlossen sein könnte, dass es nicht wenigstens langsam durchsickerte. Die Sache wäre auch in physiologischem Interesse einer genaueren Untersuchung werth.

Wenn sich nun also zeigt, dass gerade solche Körper, welche, wie das Laminariengewebe, der Stärkekleister, das Tanganthgummi und das speckig gewordene Holz zwar grosse Massen von Wasser durch Imbibition aufnehmen, dieses aber sehr festhalten und nicht an ihre Umgebung abgeben, so tritt die Eigenschaft der normalen Holzzellwand, welche so wenig quellbar ist, dafür aber ihr Wasser in einem leicht beweglichen Zustande enthält, als besonders eigenartig hervor. Auf welche Ursachen oder molekularen Structurverhältnisse aber diese Eigenschaft zurückzuführen ist, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Einstweilen aber betrachte ich es als einen Gewinn, erkannt zu haben, dass es ganz zwecklos wäre, das specifische Leitungsvermögen des Holzes für Wasser aus oberflächlichen Vergleichen mit beliebigen quellungsfähigen Substanzen näher erklären zu wollen.

§ 5. Die Hohlräume der Holzzellen und ihr Luftgehalt.

Eine Reihe der merkwürdigsten Erscheinungen im Leben der Holzpflanzen sowie an abgeschnittenen Holzstücken findet ihre genügende mechanische Erklärung in der Thatsache, dass die Hohlräume der Holzzellen und Gefässe nicht mit Wasser oder Saft vollständig erfüllt sind, sondern dass für gewöhnlich auch dampfhaltige Luftblasen in denselben enthalten sind, die sich je nach der Temperatur ausdehnen und zusammenziehen und ausgiebige Filtrationsbewegungen des nicht imbibirten Wassers im Holz hervorrufen; es lässt sich aber zeigen, dass auch in Folge des

Digitized by Google

Wasserverbrauchs der Holzpflanzen durch Transpiration der Blätter, durch Verminderung des Wassers im Hohlraum der Holzzellen die Blasen sich ausdehnen und dass die dadurch bewirkte negative Spannung eine der wichtigsten Ursachen neuer Wasseraufnahme und neuer Anfüllung der Zellenlumina durch von aussen her aufgenommenes Wasser sein kann. Die Luftblasen im Holz spielen bei den Wasserbewegungen in den Bäumen die Rolle von Saug- und Druckpumpen und sind zugleich Regulatoren der Wasservertheilung im Holz, deren Wirkung aber nur dann verständlich wird, wenn man zwei weitere Thatsachen hinreichend beachtet, nämlich:

1. dass die durch die Volumenänderung der Luftblasen bewirkten Wasserbewegungen im Holz Filtrationsbewegungen sind und mit der Imbibition der Wände unmittelbar nichts zu thun haben, und

2. dass zu allen Zeiten, wo das Holz nicht mit Wasser gesättigt ist, die Luftblasen in ihm negative Spannung haben müssen, ja dass sie zu Zeiten nur Luft von äusserst geringer Dichte enthalten können.

Dass in frischem wie ausgetrocknetem Holz Luft in den Hohlräumen enthalten sein müsse, konnte schon seit dem 17. Jahrhundert, wo man überhaupt erst die Eigenschaften der Luft näher kennen lernte, nicht zweifelhaft sein. Das Aussprühen von Wasser aus Querschnitten von frischen Aesten, wenn sie ins Feuer gelegt werden, das anfängliche Schwimmen und spätere Untersinken ins Wasser gelegten Holzes und andere Erscheinungen konnten kaum anders gedeutet werden. Als man auch auf anatomischem Wege mit dem Bau des Holzes vertrauter wurde, konnte den Beobachtern nicht entgehen, dass an dünnen Längsschnitten desselben, wenn sie in Wasser unter das Mikroscop gebracht wurden, die Holzzellen oft mit umfangreichen Luftblasen erfüllt sind, deren Entfernung nur schwerer gelingt.

Auch wurde schon seit längerer Zeit die Luft im Holz zur Erklärung der Wasserbewegungen in diesem mehrfach benutzt. Ich erinnere zunächst an die bekannte Jamin'sche Theorie (Comptes rendus 1860. Bd. 50. p. 172), nach welcher das »Saftsteigen« in den Bäumen durch die Capillarität der Hohlräume im Holz bewirkt und durch die Luftblasen die Capillarwirkung wesentlich unterstützt werden sollte; eine Theorie, welche von Hofmeister (Flora 1862. p. 97) und Anderen ganz, theilweise früher auch von mir (Experiment. Physiologie 1865) acceptirt wurde, die ich aber längst für eine in der Hauptsache verfehlte halte.

Matteucci (Revue des deux mondes. Bd. 34. 1861. p. 654 cit. bei Hofmeister l. c.) versuchte sogar das Thränen der Rebe aus der blossen Wärme-Ausdehnung der Luftblasen in ihrem Holze zu erklären, ohne zu bedenken, dass Volumen und Ausdehnung der Holzluft in gar keinem Verhältniss zu der ausfliessenden Saftmenge stehen (Hofmeister, Flora 1862. p. 101). — Ich hatte schon vorher (Botan. Zeitg. 1860. No. 29, 30) auf Grund eingehender eigener Untersuchungen und der älteren Literatur gezeigt, dass

Digitized by Google

Temperaturschwankungen den Wassergehalt des Holzes verändern und lebhafte Wasserbewegungen in den Holzpflanzen veranlassen, dass aber das Thränen und Bluten eingewurzelter Pflanzen im Frühjahr und bei beinahe constanter Temperatur auf ganz anderen Ursachen beruhen müssen. Nur gewisse, bei starken Temperaturerhebungen eintretende Wasserausflüsse der Bäume und abgeschnittener Holzstücke, besonders im Winter, konnten auf diese Art erklärt werden. Mir blieb aber bei der citirten Arbeit verborgen, dass bei den durch Temperaturänderungen bewirkten Wasserbewegungen die Luftblasen im Holz die wichtigste Rolle spielen, und es war HOFMEISTER's Verdienst, bald darauf (Flora 1862. p. 105) zu beweisen, dass gerade die Volumenänderung der Luftblasen die wahre Erklärung der von mir studirten Erscheinungen im Holz ergeben.

Indem ich wegen der Literatur und der Einzelheiten auf meine citirte Abhandlung verweise, will ich hier nur das Wesentliche der dort beschriebenen Vorgänge hervorheben. Im Winter abgeschnittene cylindrische, an beiden Querflächen glatt gemachte Ast- oder Stammstücke von Abies excelsa, Rhamnus Frangula, Corylus Avellana, Betula alba, Quercus robur, Fagus silvatica, frisch oder vorher in Wasser gelegt, wurden, wenn man sie abwechselnd in kaltes (0° — 5° C.) oder warmes (25° — 40° C.) Wasser legte und darin jedesmal $^1/_4$ oder eine bis mehrere Stunden verweilen liess, abwechselnd schwerer und leichter; ersteres im kalten, letzteres im warmen Wasser. Tauchte man die Holzstücke in warmes Wasser so tief, dass nur ein kurzes oberes Ende in Luft ragte, so trat zuerst aus dem äusseren Jahrring, dann aus dem nächst inneren und so fortschreitend nach innen Wasser hervor, während gleichzeitig kleine Luftblasen, zumal aus den Gefässen, lebhaft, selbst mit Geräusch entwichen; wurde dasselbe Holzstück vorsichtig ebenso in kaltes Wasser getaucht, so sank das auf dem oberen Querschnitt befindliche Wasser wieder in derselben Reihenfolge in das Holz zurück, bis die Oberfläche trocken aussah. Wurde die Rinde eines solchen Holzcylinders mit einem warmen Tuch umwickelt, so quoll das Wasser aus der nach unten gehaltenen Querschnittsfläche hervor, gleichgiltig, ob diese dem basalen oder dem Gipfelende angehörte; wurde das Holz darauf wieder in kalter Luft abgekühlt, so zog sich der an dem Querschnitt hängende grosse Wassertropfen wieder in das Holz, bis es trocken war; dieses Aus- und Eintreten lässt sich leicht beobachten und dauert nur wenige Minuten. Indem ich die im Holz enthaltene Wassermenge ebenso wie die Quantität des ausgequollenen Wassers bestimmte und letztere mit dem Wärmeausdehnungscoëfficienten des Wassers verglich, ergab sich auf das Bestimmteste, dass die Erscheinung nicht etwa auf eine Wärmeausdehnung des Wassers selbst zurückgeführt werden kann, da die ausquellende Menge viel zu gross ist. Die wiederholten Wägungen des bald in kaltem, bald in warmem Wasser liegenden Holzes ergaben ausserdem, dass bei jeder Abkühlung etwas mehr Wasser aufge-

Digitized by Google

nommen, als bei der vorhergehenden Erwärmung ausgestossen wurde, so dass das Holz im Verlauf des Versuchs immer wasserreicher wurde. Um von dem Verlauf der Erscheinung ein Bild zu geben, führe ich ein Beispiel an; eine Rothbuchenscheibe von 26 Jahrringen, 26 cm Durchmesser und 2,2 cm Dicke, wurde abwechselnd in kaltes und warmes Wasser untergetaucht und aus dem später bestimmten Trockengewicht des Holzes die jedesmal in 100 g desselben enthaltene Wassermasse berechnet

100 g trockenes Holz

Zeit des Untertauchens	in Wasser von ° C.	enthält Wasser	Differenz
5 Stunden	0°	69,651 g	
1/4 -	24°	67,580 -	— 2,071 g
1/4 -	26°	67,580 -	
1/4 -	0°	72,899 -	+ 5,319 -
16 -	0°	75,604 -	+ 2,705 -
1/2 -	24°	72,628 -	— 2,976 -
1/2 -	24°	72,110 -	— 0,518 -
1/2 -	0°	75,475 -	+ 3,365 -
4 -	0°	77,673 -	+ 2,198 -
1/2 -	24°	74,051 -	— 3,622 -

Der erste Gewichtsverlust dieser Buchenscheibe hätte, wenn die thermische Ausdehnung des Wassers die einzige Ursache wäre, 0,2923 g betragen müssen; er betrug aber 2,071, also sieben mal so viel, und die Tabelle weist weiterhin noch viel grössere Gewichtsveränderungen auf. Nach dem von Hofmeister geltend gemachten Gedanken und meinen neueren eigenen Erfahrungen bleibt auch gar kein Zweifel, dass die rasche Ausstossung und Einsaugung von Wasser durch Temperaturerhöhung und Erniedrigung in weit überwiegendem Maass den Ausdehnungen und Zusammenziehungen der wasserdampfhaltigen Luftblasen in den Holzzellen zuzuschreiben sind.

Man kann den Effect der Temperaturänderungen auf wasser- und lufthaltiges Holz durch einen sehr einfachen und mühelosen Versuch gut demonstriren. Zu diesem Zweck füllt man einen gewöhnlichen, langhalsigen Kochballon mit Wasser und senkt in dieses einen entrindeten, glatten Holzcylinder einer Conifere von circa 20 cm Länge, der den Hals beinahe ausfüllt, und aufrecht so schwimmt, dass z. B. 5 cm herausragen; erwärmt man nun das Wasser bis zum Kochen, so steigt der Holzcylinder immer mehr heraus; lässt man erkalten, so sinkt er wieder tiefer und tiefer ein. Die Verminderung des specifischen Gewichts des Holzstückes wird offenbar dadurch bewirkt, dass durch die Erwärmung die Spannung von Luft und Wasserdampf im Holz viel grösser wird als der Druck, den die Atmosphäre auf den Querschnitt des Holzes übt; der innere Gasdruck

Digitized by Google

treibt daher das in den Zellen enthaltene Wasser hinaus; wird der innere Gasdruck durch Abkühlung vermindert, so treibt der Atmosphärendruck das Wasser durch den Querschnitt des Holzes wieder in die Zellen hinein; dieses wird schwerer und sinkt daher tiefer ein.

Die weitere Erfahrung, dass das Holz bei jedesmaligem Abkühlen mehr Wasser aufnimmt, als es vorher bei der Erwärmung abgegeben hat, liess mich hoffen, es werde dieses durch lange Zeit fortgesetzte Verfahren endlich dahin führen, alle Luft aus dem Holz zu entfernen und alle Hohlräume der Zellen ganz mit Wasser zu erfüllen; es fand sich aber, dass selbst abwechselndes langes Kochen und dann Versenken des heissen Holzes in Wasser von 0° C. nicht ganz zum Ziele führte, wie ich weiter unten noch zeigen werde.

Die Luftblasen innerhalb der Holzzellen werden je nach Umständen Luft von sehr verschiedener Spannung enthalten müssen und dem entsprechend ihr Volumen verändern. Hat z. B. ein Stück abgeschnittenen Tannenholzes lange Zeit in kaltem Wasser gelegen, und so viel von diesem aufgenommen, dass nun weiter nichts mehr eindringt und ein statischer Zustand erzielt ist, so werden die Luftblasen nahezu die Spannung der gewöhnlichen atmosphärischen Luft haben; denn hätten sie eine erheblich geringere Spannung, so würde der auf den Querschnitten des Holzes lastende Atmosphärendruck das Wasser in das Holz hineindrücken, so lange bis die dadurch zusammengepressten Blasen dem äusseren Luftdruck das Gleichgewicht halten. Nimmt man nun das Holzstück in diesem Zustand aus dem Wasser heraus und setzt es in trockener Luft der Verdunstung aus, so entweicht das Wasser aus den Zellwänden, diese nehmen dafür ebenso viel aus den Zellhöhlungen u. s. f., bis aus letzteren alles Wasser verdunstet ist, wobei die Wände jedoch noch mit Imbibitionswasser gesättigt sein können. In diesem Zustand, wo alles flüssige Wasser aus den Zellhöhlungen verschwunden ist, haben sich nun die dampfhaltigen Luftblasen so ausgedehnt, dass sie die Zellenlumina gerade ausfüllen. Man könnte nun glauben, dass in dem Maasse, wie das Wasser aus dem Holz entweicht, dafür Luft eindringt, dass also in dem angegebenen Zustande die Holzzellen mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt sind. Diese Annahme ist aber ganz unmöglich, wie sofort aus folgendem einleuchtet. Wären an einem solchen Stück Holz die Zellenlumina mit gewöhnlicher Luft erfüllt, und man legte nun das Holz wieder in Wasser von derselben Temperatur, so könnte jetzt unmöglich abermals Wasser in die Hohlräume der Holzzellen eindringen; denn die Holzluft würde jetzt dem Druck der Atmosphäre das Gleichgewicht halten und welche andere Kraft sollte im Stande sein, Wasser durch die geschlossenen Wände in die Lumina hineinzupressen? Nun findet aber thatsächlich das Gegentheil statt; das Holz »saugt« sofort viel Wasser auf, d. h. dieses wird durch den Luftdruck in die Hohlräume der Holzzellen hineingepresst; dies ist nur möglich, wenn

Digitized by Google

die Holzluft geringere Spannung hatte als die äussere Luft. Da nun aber jedes frische[1]) Holzstück, in Wasser gelegt, sofort grosse Quantitäten davon »einsaugt«, so folgt, dass die Luft in den Holzzellen verdünnt sein muss; denn diese Einsaugung ist eben weiter nichts als die Hineinpressung des Wassers durch den äusseren Luftdruck so lange, bis die in den Holzzellen enthaltenen Luftblasen diesem das Gleichgewicht halten.

Somit kommt man zu dem Resultat, dass auch in den unverletzten Holzpflanzen zu den Zeiten, wo ihre Blätter stark transpiriren und in ihrem Holz nur sehr wenig Wasser enthalten, die in den geschlossenen Holzzellen enthaltene Luft eine sehr verdünnte sein muss. Und diese Einrichtung ist von grossem Nutzen, denn eben dadurch allein ist es möglich, dass, wenn die Verdunstung aufhört oder sich vermindert (Nachts und im Winter), nunmehr wieder neues Wasser in die Zellenräume hineingepresst werden kann, um als Vorrath für die Zeit stärkeren Verbrauches zu dienen; wären die von Wasser fast entleerten Hohlräume mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt, welche Kräfte sollten dann im Stande sein, das Wasser in diese hineinzudrücken? Auch kann diese Folgerung betreffs der Holzzellen nicht mehr überraschen, da wir jetzt aus von Höhnel's und meinen Versuchen wissen, dass die Gefässe des Holzes transpirirender Pflanzen ebenfalls nur sehr verdünnte Luft enthalten. Ich habe die Sache betreffs der geschlossenen Holzzellen übrigens schon in meiner vorläufigen Mittheilung so aufgefasst, indem ich, im Anschluss an die Versuche über das rasche Aufsteigen der Lithiumlösung in die soeben geöffneten Gefässe (l. c. p. 13) bemerkte: »Es leuchtet ein, dass die entsprechenden Versuche mit Coniferenzweigen geringere »Geschwindigkeiten« ergeben müssen. Sie enthalten nur in der Markkrone Gefässe und zwar sehr enge, deren grosser Reibungswiderstand der aufsteigenden Lithiumlösung ein beträchtliches Hinderniss entgegensetzt[2]). Was die Holzzellen des secundären Holzes betrifft, so enthalten diese in der lebenden Pflanze Luftblasen, deren Druck geringer ist, als der der Atmosphäre. Da nun die Zellwände des Holzes, wie sich oben zeigte, auch bei sehr geringem Drucke noch Wasser schnell durchlassen, so wird, wenn man einen transpirirenden Coniferenzweig unter Lithiumlösung abschneidet, diese auch in das Holz bis zu gewisser Höhe eindringen. Ferner kommen hier die oben nachgewiesenen Luftwege an der Herbstholzgrenze der Jahrringe in Betracht. Diesen Erwägungen entsprechen die Resultate, die ich mit Pinus Culteri (Hauptstamm), Pinus

1) Dass altes lufttrockenes Holz, wie es von Schreinern u. s. w. verarbeitet wird, nur äusserst langsam sich mit Wasser sättigt, dürfte z. Th. auf der oben erwähnten Veränderung des Holzes beruhen, vielleicht aber auch darauf, dass die äussere Luft im Laufe langer Zeiten in die Zellhöhlungen hinein diffundirt, und dann das Eindringen des Wassers in diese hindert.

2) Diese Gefässe der Markkrone aber sind nach Sanio (s. unten) keine eigentlichen Gefässe, sondern geschlossene lange Zellen.

Digitized by Google

Brutia und Cryptomeria japonica (Aeste) erhielt. Die Bäume wurden aus dem Gewächshaus in das Laboratorium gestellt und denselben Bedingungen, wie die früher genannten Pflanzen ausgesetzt. In 1 Minute nach Durchschneidung unter Lithiumlösung liess sich das Metall nachweisen [1]:

bei Pinus Brutia in äusserem und mittelbarem Holz 9—10 cm hoch, in der Markkrone 15 cm;

bei Cryptomeria in Holz 5—6 cm hoch, in der Markkrone 6—7 cm hoch.

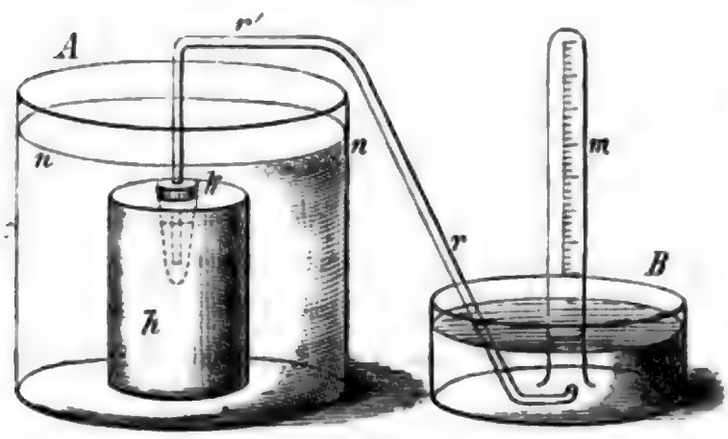
Pinus Culteri war nach der Durchschneidung 8 Minuten lang in Lithium geblieben, dieses fand sich dann 25 cm hoch über dem Schnitt im Holz.«

HÖHNEL bewies die Verdünnung der Luft in den Gefässen dadurch, dass er sie in Quecksilber öffnete, wobei dieses in die Gefässe hinaufgepresst wurde. Dieses Verfahren würde für die geschlossenen Holzzellen nicht zum Ziele führen. Aber es bedarf eines derartigen Beweises gar nicht, da die oben gemachten Ueberlegungen über das »Einsaugen« von Wasser in abgeschnittene gefässlose Holzstücke einen andern Schluss gar nicht zulassen. Ausserdem werden folgende Erfahrungen weitere Belege für meine Behauptung liefern, indem sie zeigen, dass beträchtliche Quantitäten Wasser in abgeschnittene Holzstücke eindringen, ohne dass ein entsprechendes Luftvolum ausgetrieben wird.

No. 11. Abies pectinata, Januar 1876.

Zum besseren Verständniss der am Holz auftretenden Erscheinungen will ich zunächst das Verhalten eines porösen Körpers von ganz anderer innerer Structur durch einen einfachen Versuch erläutern. In Fig. 2 sei *h* ein Stück gegossenen Gypses, den man vorher hat lufttrocken werden lassen. Bei *k* ist ein conisches Loch eingebohrt und dieses mit einem Kork sorgfältig geschlossen, durch den das Rohr *rr'* eingeführt ist. Dieses Rohr geht mit dem freien Ende in das mit Wasser gefüllte Gefäss *B* unter die Oeffnung eines calibrirten Reagenzrohres *m*, welches anfangs mit Wasser gefüllt ist. Nachdem Alles vorgerichtet ist, wird in das Gefäss *A* Wasser bis *nn* gegossen, welches vorher

Fig. 2.



1) Die Rinde war wie bei den früheren Versuchen immer frei von Lithium.

Digitized by Google

auf dieselbe Temperatur gebracht ist, wie der Gyps *h*. — Indem nun das Wasser in die capillaren Räume des trockenen Gypses eindringt, treibt es die in diesem enthaltene Luft vor sich her und diese kann nirgends anders entweichen, als an der einzigen nicht mit Wasser benetzten Fläche, nämlich in dem Loch bei *k*. Dort sammelt sich alle Luft, welche in den Capillaren des Gypses enthalten war, und entweicht nun durch das Rohr *r r'* in das calibrirte Rohr *m*. Sobald alle Capillaren des Gypses mit Wasser erfüllt sind, hört das Ausströmen der Luft in *m* auf und man kann nun sehen, wie viel Luft in den Capillaren enthalten war und durch das Wasser verdrängt worden ist.

Beispielsweise nahmen bei einem solchen Versuch 100 ccm trockenen Gypses auf: 36,5 ccm Wasser, und stiessen dafür aus . 23,8 ccm Luft[1]).

Um nun zu sehen, wie sich unter gleichen Umständen das Tannenholz verhalte, wurden Versuche mit demselben Apparat angestellt; der Gyps aber durch ein vorher mehr oder minder abgetrocknetes Stück Tannenholz ersetzt. Da ist aber der Erfolg ein ganz anderer. Das Wasser dringt zwar langsam in das Holz ein, aber Luft wird nicht, oder nur in ganz minimaler Quantität ausgetrieben. Ich führe zur Vergleichung auch hier unter vielen nur ein Beispiel an. Ein walzenförmiges Stammstück von Abies pectinata, vorher sehr wasserreich, hatte 6 Tage lang in trockener Luft gelegen, war aber noch nicht lufttrocken geworden; es hatte 5 Jahrringe, war 89,5 mm lang und hatte einen Durchmesser von 31,5 mm; Gewicht (entrindet) betrug 54,25 g; das Holz war, wie der Gyps in Fig. 2, mit einem Loch *k* versehen und ganz so wie dort Alles eingerichtet. Als das (lufthaltige) Brunnenwasser aufgegossen war, kamen aus dem Frühlingsholz feine Luftbläschen, die aber wahrscheinlich von dem in die Wände eindringenden Wasser abgegeben wurden. Nach 23 Stunden war nur ein äusserst geringes Luftvolumen in *m*, etwa 0,1 ccm vorhanden. Dafür ergab aber die Wägung, dass das Holz 7,85 ccm Wasser aufgesogen hatte. Demnach war dieses Wasser in Hohlräume des Holzes eingedrungen, ohne entsprechende Luftmengen auszutreiben; dies ist aber gar nicht anders möglich, als so, dass die Luft in den Hohlräumen des Holzes vorher verdünnt war.

Aus dem Trockengewicht dieses Holzes bei 100° C. = 24,55 g und dem specifischen Gewicht der Holzzellwände ergab sich nun,

das Volumen der Holzwände = 16,3 ccm
das Volumen des Wassers = 37,5 -
beides in Summa = 53,8 ccm

1) Bei sehr zahlreichen und unter den verschiedensten Modificationen angestellten Versuchen ergab sich constant, dass für circa 3 Volumina eingedrungenen Wassers nur circa 2 Volumina Luft ausgetrieben wurden. Ganz ähnlich verhält es sich bei Kreide- und Ziegelstücken. Ob dies dadurch zu erklären ist, dass die Luft in den Capillaren poröser Körper verdünnt ist, oder ob es auf anderen Ursachen beruht, wage ich noch nicht zu entscheiden.

Digitized by Google

und da das Volumen des ganzen Holzes = 71 ccm, so war am Ende des Versuchs noch 71 — 53,8 = 17,2 ccm Luft oder Hohlraum in dem Holz vorhanden.

Die Thatsache, dass die Luft in den Hohlräumen der Holzzellen ebenso wie in denen der Gefässe gewöhnlich sehr verdünnt ist, überrascht zwar im ersten Moment, ist aber im Grunde nur insofern überraschend, als man bei genauerer Ueberlegung der obwaltenden Verhältnisse eher vermuthen müsste, dass die Hohlräume des Holzes einer unverletzten Pflanze eigentlich geradezu luftleer sein könnten. Wenn die aus der Cambialzone hervortretenden jungen Holzzellen ihren flüssigen Inhalt verlieren, woher kommt denn dann die Luft als Ersatz? Die Zellen sind geschlossen; Intercellularräume, die mit Spaltöffnungen communiciren, sind im Holz nicht vorhanden. Nun denkt man unwillkürlich daran, dass die Luftgase von der Rinde her in die Hohlräume des Holzes hineindiffundiren, oder gar, dass sie in dem von den Wurzeln aufgenommenen Wasser aufgelöst (absorbirt) mit in das Holz eingeführt werden. Für diese Annahme aber fehlt jeder strikte Beweis und die Beobachtung scheint eher dagegen zu sprechen. Lässt man wasserarmes Holz oder sonstige imbibitionsfähige Körper in lufthaltigem Wasser liegen, so bemerkt man sofort, dass bei der Einsaugung des Wassers an der Oberfläche des Körpers reichlich feinste Luftblasen abgeschieden werden, offenbar, weil das in die Häute eindringende Wasser die in ihm aufgelöste Luft abgiebt; ob das eindringende Wasser ganz luftfrei ist, bleibt dabei freilich fraglich, und da nun wirklich in den Hohlräumen des Holzes etwas Luft vorhanden ist, so mag man glauben, dass das Imbibitionswasser ein wenig Luft mitnimmt und dass diese dann in die Hohlräume diffundirt. Ich habe dieser Betrachtung hier auch nur deshalb Ausdruck gegeben, weil ich zeigen wollte, dass es schwieriger ist, zu erklären, warum überhaupt Luft in den Hohlräumen der Zellen ist, als zu erklären, warum diese verdünnte Luft enthalten. Aber vielleicht ist in dieser Hinsicht nicht ganz ohne Bedeutung, dass auch im frischen, gesunden Holz äusserst enge Luftwege vorhanden zu sein scheinen, die anatomisch zwar bis jetzt nicht nachgewiesen sind, sich aber doch experimentell aufweisen lassen. In meiner vorläufigen Mittheilung machte ich bereits darauf aufmerksam:

»Befestigt man einen circa 3—4 cm langen Holzcylinder vom lebenden Stamm mittelst eines dicken Kautschukschlauches an dem einen Schenkel eines U förmigen Rohrs und giesst man in den anderen Quecksilber, so dass der auf der Luft im vorigen Schenkel lastende Ueberdruck 15 — 20 cm beträgt, und taucht man dann das Ganze unter Wasser, so sieht man aus jeder Grenzlinie zwischen Herbst- und Frühlingsholz einen Kreis feinster Luftblasen ausströmen, die so lange stromweise hervorsprühen, als der Druck hinreichend gross ist; aus der breiten Lage des Frühlingsholzes kommt dagegen keine Luft. Ob diese äusserst feinen Bläschen aus den

Digitized by Google

letzten Herbstholzzellen oder aus den ersten Frühlingszellen kommen, ist nicht deutlich zu sehen, doch glaube ich, dass Ersteres der Fall ist. Gewöhnlich kommt auch aus den Gefässen der Markkrone ein Blasenstrom. Dieser Versuch wurde mit sehr wasserreichem Holz der Tanne im Januar, und von Pinus laricio, P. Brutia und P. pinsapo im Februar gemacht. Dasselbe Resultat giebt aber auch lufttrockenes Tannenholz. Ist dieses dagegen mit Wasser künstlich überladen, durch langes Stehen des unteren Endes im Wasser, dann ist selbst bei sehr hohem Druck keine Luft durch das Holz zu pressen. Es wird Aufgabe weiterer anatomischer Untersuchungen sein, diejenigen Elemente des Coniferenholzes aufzusuchen, welche für Luft gangbar sind.«

Herr Dr. Saxio, der mich nach Zusendung meiner vorläufigen Mittheilung mit einem Briefe vom 26. März 1877 erfreute, ist betreffs der dort erwähnten Luftwege allerdings anderer Meinung. Er schrieb mir u. A.: »dass bei der Kiefer, ausser den Harzgängen, nichts vorkommt, was zu einer Annahme von besonderen Luftwegen Veranlassung geben könnte. Die Scheidewände der Hoftüpfel sehe er bis zum Herbstringe selbst hin vorhanden und gelte also für sämmtliche Holzzellen die Valentin'sche Entdeckung. Indess sei meine Beobachtung auch auf andere Weise zu erklären. Zunächst müsse er bemerken, dass gar nicht einzusehen sei, weshalb offene Canäle nothwendig seien, um durch Druck Luft durchzupressen, da die Scheidewände der Hoftüpfel selbst, wenn sie Wasser hindurchlassen, ebenso auch Luft hindurchlassen müssen. Es müssten also, wenn das Holz lufthaltig wäre, auf der ganzen Schnittfläche Luftblasen hervortreten, sobald ein hinreichender Druck angewendet wird«. Auf eine von mir brieflich gemachte Einwendung, die, wenn ich mich recht erinnere, darauf hinauslief, dass die Molekularporen der Häute eben mit Wasser gefüllt sind und, wenn dieses entfernt sei, keine Molekularporen für Luftdurchtritt mehr da seien, erhielt ich (vom 30. März 1877) die Entgegnung: »Für trockene Häute gebe ich Ihren Schluss unbedingt zu, anders verhält es sich aber wohl, wenn die Membranen aufgeweicht sind. Es dürfte dann doch wohl ein hinreichend starker Druck im Stande sein, die Adhäsion zwischen den Molekülen der Haut und des Wassers zu überwinden. Ich bemerke, dass beim Kochen durch thierische Haut sowohl Wassergas, als auch Luft hindurchgeht, da nach der Abkühlung die Haut concav wird.« [1])

Wenn durch diese Betrachtungen die Frage auch nicht entschieden wird, so wird sie doch dadurch noch weiter beleuchtet. Ich für meinen Theil halte mich allerdings an das Ergebniss des oben beschriebenen Versuchs und der sonstigen experimentellen Erfahrungen, wenn ich auch nicht

---

1) Es folgt noch die Bemerkung, dass die sogen. Gefässe der Markkrone im Coniferenholz keine eigentlichen Gefässe sind, sondern sehr spitzig geschlossene Zellen.

Digitized by Google

im Stande bin, dieselben in alten Einzelheiten anatomisch und physikalisch zu erklären.

§ 6. Das specifische Gewicht und Volumen der Holzzellwand.

Die erste Berechnung zu dem Zweck, Einsicht in die Volumenverhältnisse von fester Substanz, Wasser und Luft im Holz zu gewinnen, scheint die von Hofmeister (Flora 1862, p. 105) angestellte zu sein. Sie ist aber nur ganz gelegentlich und auf sehr unsichere Daten hin durchgeführt Hofmeister führt an, Kopp habe das specifische Gewicht der Wandsubstanz der Holzzellen zu 1,3 angenommen, er selbst glaubt aber, dass es höher, wenigstens 1,45 sei. Es ist mir leider nicht gelungen, die von Hofmeister nicht genannte Quelle für Kopp's Angabe aufzufinden; dagegen giebt es andere Angaben, welche bis 1,55 steigen.

Als es mir in Verfolg meiner Untersuchung immer klarer wurde, dass eine richtige Beurtheilung der inneren Zustände des Holzes eines lebenden Baumes in verschiedenen Vegetationsperioden nur dann möglich, wenn man das Volumenverhältniss der festen Holzmasse zum Wasser und den Hohlräumen berechnen kann und dass dazu eine genauere Kenntniss des specifischen Gewichtes der Holzzellwand unentbehrlich ist, unternahm ich es selbst, dieses auf verschiedene Weise festzustellen. In meiner vorläufigen Mittheilung von 1877 gab ich darauf hin das specifische Gewicht zu 1,55 an und zeigte an einigen Beispielen, wie dasselbe zu oben genannter Berechnung benutzt werden kann.

Die sehr grosse Schwierigkeit, der man bei diesen Untersuchungen begegnet, liegt in der Hartnäckigkeit, womit die Luft in den geschlossenen Holzzellen festgehalten wird, wenn man, was aus anderen Gründen durchaus nöthig ist, grössere Holzstücke zu den Wägungen benutzt.

No. 12. Pinus pumilio, Januar 1876.

Es wurde hier versucht, die Hohlräume des Holzes wo möglich ganz mit Wasser zu füllen und dann aus Messungen und Wägungen das specifische Gewicht der Holzwände zu finden.

Ein aus 8 Jahrringen bestehendes, von Rinde und Bast sorgfältig gereinigtes cylindrisches Aststück, an den Querflächen glatt geschnitten, wurde an ein Filter (Fig. 1) befestigt und 48 Stunden lang Wasser durch dasselbe filtrirt; als es abgenommen und in Wasser gelegt wurde, sank es rasch unter.

Das frische Holz war 127 mm lang, der Durchmesser des Cylinders unten 14,5 mm, oben 14,2 mm. Das Volumen des Holzes nach der Filtration war nach Berechnung aus den Dimensionen = 21 ccm, durch Eintauchen im Maasscylinder = 21,5 ccm.

Gewicht des untersinkenden Holzes 25,07 g. Nach dem Trocknen bei 100° C. bis zum Aufhören des Gewichtsverlustes wog es = 10,537 g.

Digitized by Google

Nach dem Trocknen durch Eintauchen unter Quecksilber bestimmt, war das Volumen = 19,35 ccm. Die Verminderung des Volumens betrug also 2,15 ccm, bei einem Wasserverlust von 14,533 ccm, woraus erhellt, dass ein grosser Theil Wassers in den Zellräumen enthalten war. Nimmt man nun, was nicht erwiesen ist, an, dass in den Holzzellen keine Luft mehr enthalten war, so ergiebt sich:

100 ccm nasses (luftfreies?) Holz enthalten
67 - Wasser, folglich
33 ccm Raum,

welcher von Holzwänden eingenommen ist. Diese 33 ccm Holzmasse wiegen aber trocken 49 g, folglich 1 ccm wiegt 1,5 g.

Dieses specifische Gewicht ist aber, wie weitere Beobachtungen zeigen, noch zu niedrig, offenbar war nämlich die Luft aus den Hohlräumen nicht ganz verdrängt, demnach das Volumen des Wassers zu gering, das der Wände zu gross und in Folge dessen das specifische Gewicht zu klein gefunden. Zudem lag ein Fehler darin, dass bei diesem ersten Versuch versäumt wurde, das allerdings sehr dünne Mark auszubohren.

No. 13. Abies pectinata, Januar 1877.

Eine nach derselben Methode durchgeführte Bestimmung an einem cylindrischen Stammstück von Abies pectinata, wo Mark und Markkrone ausgebohrt waren, ergab sogar nur 1,4 spec. Gewicht.

No. 14. Abies pectinata, Januar 1877.

Da die Holzzellen der Edeltanne 3—4 mm lang sind, so wird eine Querscheibe von 3 mm Dicke offenbar zumeist geöffnete Zellen enthalten müssen, von denen zu erwarten ist, dass ihre Luftblasen durch Kochen in Wasser entfernt werden können; auf diese Erwägung gründet sich folgender Versuch:

Von einem 7jährigen Stammstück, welches seit 8 Tagen in Wasser gestanden, wurden in diesem Zustande auf der Drehbank Querscheiben glatt abgeschnitten; diese waren nahezu 3 mm dick bei einem Durchmesser von circa 45 mm. Diese Scheiben sanken in Wasser sofort unter; mittels eines Korkbohrers wurde das Mark und der innerste Jahrring glatt ausgebohrt. Eine der Scheiben wurde nun 2 Stunden lang in Wasser gekocht, wobei nur anfangs aus den Herbstringen einige Bläschen austraten. Nach dem Kochen wurde das Gefäss sammt der Scheibe vor das Fenster gestellt, um abzukühlen; nach 21 Stunden war das Wasser auf 1,5° C. erkaltet. Die Scheibe wurde mit alter feuchter Leinwand abgetrocknet, dann in Luft und darauf in Wasser von 5° C. gewogen.

Gewicht in Luft = 5,725 g
- - Wasser = 0,590 -
also äusseres Volumen der Scheibe = 5,135 ccm.

Digitized by Google

Die Holzscheibe wurde nun erst 7 Tage lang über Schwefelsäure getrocknet und dann bei 100° C. bis zum Aufhören des Gewichtsverlustes.

Gewicht der trockenen Scheibe = 1,757 g.

Demnach waren in dem Volumen = 5,135 ccm der Scheibe
enthalten Wasser . . . = 3,968 -
also das Volumen der Holzwände = 1,167 ccm.

Wenn man annimmt, dass die Scheibe nur aus Holz und Wasser bestand und keine Lufträume enthielt:

$$\frac{\text{Gewicht der Holzwände}}{\text{Volumen der Holzwände}} = \frac{1,757}{1,167} = 1,505 = \text{spec. Gewicht der Holzwände.}$$

Ein ebenso durchgeführter Versuch mit Pappelholz ergab als spec. Gewicht 1,488.

No. 15. Abies pectinata, Januar 1878.

Von der bekannten Thatsache ausgehend, dass die in feinen Intercellularräumen, in Pilzgewebe und sonst schwer zu entfernende Luft an mikroskopischen Präparaten durch Alkohol leicht entfernt werden kann, da er vermöge seiner grossen Absorptionsfähigkeit für die Luftgase diese rasch aufsaugt, glaubte ich, dass der Alkohol auch die in grösseren Holzstücken enthaltenen Luftblasen absorbiren und dann die Hohlräume der Zellen ganz anfüllen werde. Auf diese Erwägung gründet sich folgender Versuch:

Von einem lebenden Tannenstamm wurde ein 10 cm langer Cylinder abgeschnitten, die Flächen geglättet, sorgfältig entrindet, Mark und erster Jahrring ausgebohrt. Das Holz war sehr wasserreich und wurde in diesem Zustand in 1200 ccm Alkohol von 95 % in ein wohl verkorktes Gefäss gelegt; in 32 Tagen wurde der Alkohol 2mal erneuert. Zur Bestimmung des äusseren Volumens des Holzcylinders wurde dieser erst in Luft, dann in demselben Alkohol gewogen, in welchem er zuletzt gelegen, und das spec. Gewicht dieses Alkohols bestimmt.

Gewicht des mit Alkohol erfüllten Holzes in Luft = 46,60 g
- in Alkohol . . . . . = 8,67 -
Gewichtsverlust im Alkohol . . . . . = 37,93 g

Da 1 ccm Alkohol = 0,836 g, so ist das äussere Volumen des Holzstückes = 45,37 ccm.

Gewicht des Holzes mit Alkohol . . . . = 46,600 g
- des bei 100° C. getrockneten Holzes = 19,215 -
Gewicht des Alkohols in Holz . . . . . = 27,385 g
Volumen des Alkohols in Holz . . . . = 32,750 ccm

Demnach:

Aeusseres Volumen des Holzes = 45,37 ccm
Volumen des Alkohols . . . = 32,75 -
Volumen der Holzwände . . = 12,62 ccm

Digitized by Google

$$\frac{\text{Gewicht der Holzwände}}{\text{Volumen der Holzwände}} = \frac{19,215}{12,62} = 1,523$$

1 ccm Holzwand wiegt also 1,523 g.

Die nicht zu vermeidende Ungenauigkeit derartiger Versuche liegt darin, dass bei dem Wägen des mit Alkohol gesättigten Holzes in Luft ein gewisses Quantum des Alkohols verdunstet; freilich ist der Fehler nicht gross, da die Wägung nur etwa 20—30 Secunden dauert und so vorgenommen wird, dass die das Holz umgebende Luft Alkoholdämpfe enthält.

No. 15. Specifisches Gewicht der Holzwände in Salzlösungen bestimmt.

Die vorausgehenden Bestimmungen sind nicht frei von dem Verdacht, dass sie zu niedrige specifische Gewichte ergeben haben, weil keine Sicherheit besteht, ob die Holzstücke ganz frei von Luftblasen waren. Dieser Unsicherheit hoffte ich nun dadurch zu entgehen, dass ich statt der Cylinder und Scheiben von Holz sehr dünne Querlamellen von 0,1—0,2 mm Dicke benutzte, die offenbar gar keine ganzen Holzzellen mehr enthalten konnten. In diesem Falle konnte aber von der Bestimmung des äusseren Volumens durch Wägungen oder im Maasscylinder keine Rede sein. Es blieb der Ausweg, zu versuchen, ob diese dünnen Querlamellen in Salzlösungen von mehr als 1,5 spec. Gewicht noch untersinken würden. Da das specifische Gewicht dieser selbst durch das Araeometer bei mittlerer Temperatur von 14° R. zu bestimmen war, so mussten Salze gewählt werden, welche bei dieser Temperatur so concentrirt darzustellen sind, dass ihr spec. Gewicht über 1,5 geht, ohne dass sie dabei ihrem Sättigungspunkt schon sehr nahe sind. Dies muss nämlich deshalb vermieden werden, weil eine der Sättigung nahe Lösung durch das Einbringen des Holzes zur Bildung von Krystallen des gelösten Salzes Veranlassung geben könnte; setzen sich diese aber an die feinen Holzlamellen, so stören sie das Resultat.

Ich fand nun Salze von der gewünschten Eigenschaft in dem salpetersauren Kalk und dem salpetersauren Zink. Davon wurden zunächst Lösungen hergestellt, welche ungefähr 1,5 spec. Gewicht hatten, in diese wurden die auf der Drehbank am sehr nassen Holze hergestellten Querlamellen von 0,1—0,2 mm Dicke gelegt; anfangs schwammen sie auf der Lösung, offenbar in Folge ihres Wassergehaltes. Längere Zeit hindurch in der auf etwa 100° C. erhitzten Lösung liegend begannen sie dann unterzusinken. Bei dem Erhitzen verloren die Lösungen noch Wasser und wurden schwerer. Auch Stücke von 3 mm dicken Querscheiben wurden mit in die Lösungen gesetzt, die nach dem Untersinken aller oder der meisten Holzlamellen sammt diesen in hohe Cylindergläser ausgefüllt wurden. In diesen wohl verstopft, blieben nun die Flüssigkeiten sammt dem Holz über 20 Monate lang und zu verschiedenen Zeiten wurde mit dem

Digitized by Google

Aracometer das spec. Gewicht der Lösungen bestimmt. Das Ergebniss ist nun nach 20 Monaten dasselbe, wie nach dem Erkalten der Lösungen, nämlich folgendes: Prunus cerasifera, dünne Querlamellen in Lösung von salpetersaurem Kalk von 1,54 spec. Gewicht liegen am Boden des Gefässes; wird dieses umgekehrt und wieder hingestellt, so sinken die Holzlamellen in 1—2 Minuten um circa 20 cm abwärts; nur eine, die dickste (?), braucht dazu 15 Minuten.

Populus dilatata in gleicher Lösung verhält sich ebenso; die 3 mm dicken Scheiben aber schwimmen oben, jedoch so, dass sie von einer Flüssigkeitsschicht bedeckt sind; offenbar enthalten sie noch etwas Luft in den Zellen, da die dünnen Lamellen alle am Boden liegen.

Abies pectinata in Lösung des salpetersauren Zinks von 1,56 spec. Gewicht; alle dünnen Lamellen untergesunken; nach dem Aufschwämmen derselben durch Umkehrung des Gefässes sinken sie in 15—20 Minuten circa 20 cm tief hinab.

Abies pectinata in Lösung des salpetersauren Kalkes von 1,56 spec. Gewicht verhält sich ebenso; zwei 3 mm dicke Scheiben steigen jedesmal zur Oberfläche empor, ohne doch über diese emporzuragen.

Ich ziehe aus diesen Thatsachen den Schluss, dass die Substanz der Holzzellwände ein spec. Gewicht besitzt, welches nahezu 1,56 beträgt, oder vielleicht ein wenig grösser ist.

In Franz Schulze's Lehrbuch der Chemie für Landw. II. 1860. p. 9, findet sich die Angabe, das specifische Gewicht der Cellulose werde gewöhnlich 1,525 gesetzt; er selbst habe 1,55 (wie? ist nicht gesagt) beobachtet. Flückiger (Lehrbuch der Pharmakognosie 1867, p. 711) sagt, das specifische Gewicht der Marantastücke habe er zu 1,565 gefunden und in Chloroform von 1,507 sinke die trockene Stärke dauernd unter; ganz entwässerte Kartoffelstärke soll 1,633 spec. Gewicht haben.

Ich fand endlich, dass sehr fein abgesiebte Sägespäne von Pinus sylvestris, die nur aus Bruchstücken von Zellwänden bestehen, bei 100°C. getrocknet, auf Chloroform von 1,5 spec. Gewicht anfangs schwimmen, nach Monaten aber untersinken. Da das specifische Gewicht der Stärke von dem der Holzwand jedenfalls nur wenig verschieden ist, so kann auch der geringe Stärkegehalt der von mir benutzten Hölzer nicht erheblich störend auf die Bestimmung ihres spec. Gewichts eingewirkt haben.

Nach alledem ist es wohl wahrscheinlich, dass meine frühere Annahme, dass 1 ccm Holzwand 1,55 g wiege, eher etwas zu klein war und mit mehr Wahrscheinlichkeit auf 1,56 anzunehmen sei: demnach sind

100 ccm Holzwand = 156 g und
100 g - = 64,1 ccm.

Für die Berechnung der inneren Volumenverhältnisse des Holzes wird daher, wie schon oben § 3 angenommen wurde, genügen, 100 g Holzzellwand = 64 ccm anzunehmen.

Digitized by Google

Zunächst gewährt die Kenntniss des specifischen Gewichts des Holzes die Möglichkeit, uns durch Rechnung eine Vorstellung von der Flächenausdehnung der Holzwände in einem Stück Holz zu machen. Für ein frisches Stück Tannenstamm fand ich im Winter, dass 100 ccm desselben nahezu 25 ccm Wandmasse enthielten; nimmt man nun die Dicke einer imbibirten Wand zu 0,0025 mm an[1], so ergiebt sich, dass die Holzwände von 100 ccm frischen Tannenholzes flach ausgebreitet den Flächenraum von 10 □m einnehmen würden.

Ebenso möchte ich noch an einem Beispiel zeigen, wie man mit Hülfe des specifischen Gewichts die Volumenverhältnisse von Holzmasse, Wasser und Lufträumen in einem gegebenen Stück Holz aus dessen äusserem Volumen Frischgewicht und Trockengewicht berechnen kann.

Von einem lebenden Tannenstamm wurde am 2. Januar 1877 ein cylindrisches, aus 5 Jahrringen bestehendes Stück Holz entnommen, welches 105 mm lang und 33 mm dick war; aus diesen Dimensionen ergab sich das Volumen zu 89,8 ccm, durch Untertauchen in Quecksilber zu 90 ccm.

Dass das sichtlich sehr wasserreiche Holz noch Luft enthielt, war ohne weiteres klar, da es in Wasser schwamm, doch ragte es nur wenig vor.

Gewicht des frischen Holzes = 87,60 g
- - trocknen - = 34,83 -
Wasser im frischen Holz = 52,77 g

Aus dem Trockengewicht des Holzes findet man $\frac{34,83}{1,56} = 22,33$ ccm als Rauminhalt der Holzzellwände.

Aus diesen Daten berechnet sich, dass 100 ccm frischen Holzes bestanden aus:

24,81 ccm Wandmasse (trocken gedacht),
58,63 - Wasser (in Zellräumen und imbibirt),
16,56 - Lufträume.

Da Intercellularräume und Gefässröhren im Tannenholz nicht existiren, so waren also die 16,56 % Lufträume in den Holzzellen selbst enthalten. Da nach § 3 die Holzwände nur circa ihr halbes Volumen Wasser durch Imbibition aufnehmen, so enthielten sie nur 12,4 ccm Wasser, das übrige Wasser, nämlich 46,23 ccm, musste in den Zellhöhlungen enthalten sein. Der Raum der Zellhöhlungen berechnet sich sonach auf

16,56 ccm Luftraum,
+ 46,23 - Wasserraum,
= 62,79 ccm Hohlraum überhaupt.

1) Mein Assistent, Herr Weber, der für mich die nöthigen Messungen machte, fand im Mittel für alle Holzzellen einer Radialreihe 0,005 als die Dicke einer Wand zwischen zwei Zellräumen, davon ist oben die einem Zellraum entsprechende Hälfte genommen.

Digitized by Google

Der Raum der imbibirten Zellwände auf:

24,81 ccm trockene Wandmasse,
+ 12,4 - Imbibitionswasser,
= 37,21 ccm imbibirte Holzwände.

Der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum verhält sich also in diesem Falle zu dem von dem Wasser und der Luft eingenommenen Hohlraum wie 1 : 1,68; oder der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum ist wenig grösser als $^1/_3$ des gesammten Holzvolumens.

Es wäre nun eine der lohnendsten Aufgaben, zu untersuchen, wie sich diese Verhältnisse im Holz der lebenden Bäume zu verschiedenen Jahreszeiten, besonders zur Zeit des grössten und geringsten Wasserreichthums, ferner in der Nacht und am Tage gestalten, da man auf diese Art ein Urtheil über die Volumen- und Spannungsänderungen der Luft und des Wasserdampfes in den Zellräumen gewinnen und aus diesen die Filtrationsbewegungen des Wassers im Holz beurtheilen könnte. Leider sind die sonst so verdienstlichen Beobachtungen Gelesnow's (Mélanges biologiques, Acad. imp. St. Pétersbourg. T. IX. 1872) zu diesem Zweck nicht zu benutzen, da die Volumina der von ihm untersuchten Baumtheile nicht das Holz allein, sondern dieses sammt der Rinde angeben; ich hatte dies in meiner vorläufigen Mittheilung übersehen, weshalb die auf Gelesnow's Zahlen gegründete Berechnung daselbst p. 10 betreffs der Lufträume ungiltig ist. Da in Folge der Verlegung des hiesigen botanischen Gartens das gesammte frühere Arboretum desselben zerstört und gegenwärtig nur durch ganz junge Bäumchen vertreten ist, so fehlt es mir für die nächste Zukunft an Material, meine Untersuchungen in dieser Richtung weiter zu führen.

Würzburg, im Januar 1879.

Digitized by Google

XIII.

Ueber einige Eigenthümlichkeiten des elektrischen Leitungsvermögens lebender Pflanzentheile.

Von

A. Kunkel.

Im Nachfolgenden sind Versuchsergebnisse beschrieben, die zur Beobachtung kommen, wenn man durch lebende, hauptsächlich in Einer Richtung ausgedehnte Pflanzentheile unter verschiedenen Bedingungen elektrische Ströme leitet. Es sind mühselige Versuche, zu deren Kenntnissnahme ich meine Leser einlade. Aber neben dem unmittelbaren Interesse, das die nachfolgend mitgetheilten Thatsachen schon an sich haben, sind dieselben zugleich die Voraussetzung für die richtige Beurtheilung erst später mitzutheilender Versuche über elektrische Reizung etc. von Pflanzen. Da ausserdem das Gebiet, das ich hier behandle, von Botanikern selbst wenig betreten wird, werde ich meinen eigenen Untersuchungen eine kurze Uebersicht über die allgemeinen Erscheinungen vorausschicken, die Pflanzentheile überhaupt bei elektrischer Durchströmung erkennen lassen.

Leitet man durch einen lebendigen, nicht verholzten, längsgestreckten Pflanzentheil einen elektrischen Strom, und schaltet man zugleich in den Stromkreis ein Galvanometer ein, das über die in jedem Augenblick vorhandene Stromstärke Aufschluss giebt, so beobachtet man sehr verschiedene und anfänglich schwer deutbare Erscheinungen, wenn man auch nur die einfachsten Versuchsbedingungen, wie Dauer und Richtung des Stromes, Art der Zuleitung u. dergl. variirt.

Die Versuchsanordnung hiebei ist nach Bedarf verschieden, in der einfachsten Form die folgende: Die galvanischen Elemente, die den Strom liefern, das durchströmte Pflanzenstück und das Galvanometer sind alle hintereinander zu einem einzigen Stromkreis verbunden. Ein Stromwender gestattet, die Richtung des Stromes im Pflanzentheil willkürlich zu wechseln. In Versuchen, wo die Stromintensität für das Galvanometer zu gross wird, ist in den Stromkreis ein Rheostat aufgenommen und von diesem aus nur ein Stromzweig durch das Galvanometer geleitet. Für specielle Zwecke wurden noch andere Versuchsanordnungen zusammen-

Digitized by Google

gestellt, die ich aber der Kürze zu liebe nicht beschreiben werde. — Als Elektromotor können natürlich nur constante Elemente verwendet werden: ich nahm Daniell'sche. Die Zuleitung des elektrischen Stromes geschieht mit unpolarisirbaren Elektroden. Unmittelbar um den Pflanzentheil wurden entweder wohlbefeuchtete Baumwollschnüre gelegt, oder die Enden des Stengels, der durchströmt werden sollte, direct in die indifferente Zuleitungsflüssigkeit eingetaucht. — Als Galvanometer benutzte ich meist eine Meierstein'sche, zuweilen eine Wiedemann'sche Boussole.

Beobachtet man das Galvanometer, wenn man durch längere Zeit den Strom derselben elektromotorischen Vorrichtung durch den Pflanzentheil dauernd leitet, so bemerkt man im Allgemeinen, dass der Ausschlag (also die Stromstärke) in der Regel anfänglich am grössten ist und langsam immer mehr abnimmt, ohne dass der Magnet überhaupt an einem Punkte sich ruhig einstellt.

Die Ursache für diese allmälige Abnahme des Stromes ist im Pflanzentheil selbst gelegen. Man kann sich hievon sofort dadurch überzeugen, dass man den Strom durch die Elektroden selbst schliesst (mit Ausschaltung des Pflanzenstückes). Man beobachtet in diesem letzteren Falle nicht einen constanten, sondern einen langsam zunehmenden Ausschlag des Galvanometers. Die Ursache für diese Zunahme der Stromstärke ist die Erwärmung der leitenden Flüssigkeiten durch den Strom, womit deren Leitungsvermögen zunimmt.

Die Verminderung der Stromstärke geschieht durch den Pflanzentheil selbst. Die strömende Elektricität bewirkt in demselben solche Veränderungen, welche die Stromabnahme mit sich bringen.

Man könnte von vornherein an zwei Möglichkeiten der Erklärung hiefür denken. Entweder ruft der Strom eine elektromotorische Gegenkraft (Polarisation) hervor, die dem ursprünglichen Strom entgegengesetzt gerichtet ist und ihn, continuirlich zunehmend, schwächt: — oder der Strom vermehrt durch bestimmte Veränderungen im inneren Gefüge des Pflanzentheils dessen Leitungswiderstand. Beides ist in unserem Falle vorhanden. Zunächst soll jetzt kurz referirt werden, was über diese durch den Strom hervorgerufenen Unregelmässigkeiten bekannt ist, und zuerst der neu entstehende Widerstand behandelt werden [1].

---

1) Die wichtigste hieher gehörige Literatur ist (in Wiedemann's Galvanismus ausführlich referirt):

E. du Bois-Reymond: Ein durch den Strom in feuchten porösen Körpern erzeugtes Widerstandsphänomen: in Monatsberichte der Berliner Akademie 1860. p. 846 ff.

H. Munk: Ueber die kataphorischen Veränderungen der feuchten porösen Körper in: Archiv von du Bois und Reichert 1873. p. 241 ff.

Daselbst ist auch die weitere Literatur über secundären Widerstand angegeben. Ueber innere Polarisation vergl.:

Digitized by Google

Diese letztere Erscheinung hat E. du Bois-Reymond zuerst studirt und, soweit dies möglich ist, erklärt. Er nennt den durch das Durchleiten eines Stromes erst entstehenden Widerstand »secundären Widerstand« und unterscheidet äusseren secundären Widerstand, der nur an der Eintrittsstelle des Stroms in den feuchten Körper eintritt und inneren secundären Widerstand, der über die ganze durchströmte Strecke (gleichmässig) vertheilt ist. Dieses letzte Widerstandsphänomen hat du Bois-Reymond nur an frischen lebenden Pflanzentheilen (Prismen, geschnitten aus Kartoffeln, Mohrrüben, Petersilienwurzeln, Aepfeln, Birnen, saftigen Stielen von Begonien) gefunden. Hält man die Theile 10 Minuten in siedendes Wasser, so haben sie die Fähigkeit, diesen inneren Widerstand anzunehmen, eingebüsst.

Des Genaueren wurde über diesen inneren Widerstand festgestellt, dass er in allen Querschnitten gleichmässig steigt und fällt, dass also keine Abstufung vom Eintritts- gegen das Austrittsende zu statt hat; ferner dass er im Allgemeinen mit der Stromstärke wächst und bei gleicher Stromintensität mit der Stromdichte zunimmt. Auch scheint derselbe unabhängig von der Richtung des Stromes, der ihn hervorruft.

Auch äusseren sekundären Widerstand nehmen frische lebende Pflanzenstücke an. Er hat nur an der Eintrittsstelle des Stroms seinen Sitz und verschwindet darum sofort, wenn man an einem anderen Oberflächenpunkte den Strom eintreten lässt oder vom Eintrittsende ein Stückchen abschneidet und an den neuen Querschnitt die stromzuleitende Vorrichtung bringt. Dieser Widerstand wird durch sogen. kataphorische Veränderungen des porösen Körpers erklärt und ist von verschiedenen Experimentatoren, neuerdings sehr eingehend von Munk studirt worden. Sein Entstehen wird zurückgeführt auf folgende Thatsachen: 1) Die in capillaren Räumen befindlichen Elektrolyte (Flüssigkeitstheilchen) werden durch den elektrischen Strom in der Richtung der positiven Elektricität mit fortgeführt: die übergeführten Mengen sind der Stärke und der Dauer des Stromes direct proportional; 2) die verschiedenen Elektrolyte werden um so rascher fortgeführt, je schlechter ihr specifisches Leitungsvermögen (also z. B. destillirtes Wasser rascher als verdünnte Schwefelsäure); 3) gemischte Flüssigkeiten (Lösungen, verdünnte Säuren) werden nicht in ungeänderter Zusammensetzung fortgeführt: es wird im Allgemeinen an den festen Theilchen des porösen Körpers eine dichtere (besser leitende) Flüssigkeit abgeschieden und festgehalten, und eine dünnere (mehr Wasser als die ursprüngliche Lösung enthaltende) Flüssigkeit wird kataphorirt.

E. du Bois-Reymond: Ueber Polarisation an der Grenze ungleichartiger Elektrolyte: in: Monatsberichte der Berliner Akad. 1856. p. 395 und

—— über die innere Polarisation poröser, mit Elektrolyten getränkter Halbleiter: ebendaselbst p. 450.

Digitized by Google

Auch die andere, oben als mögliche stromschwächende Ursache angegebene Erscheinung ist an lebenden, vom elektrischen Strom durchflossenen Pflanzentheilen zu constatiren, nämlich Polarisation. Der Sitz dieser durch den primären Strom hervorgerufenen elektrischen Gegenkräfte ist wieder nach der Analogie des sekundären Widerstandes verschieden: es wird unterschieden: äussere Polarisation, die an der Berührungsstelle verschiedener Elektrolyte ihren Sitz hat — und innere Polarisation, die in gewissen von ein und derselben Flüssigkeit durchtränkten porösen Körpern ihren Sitz hat. Diese letztere entsteht durch den ganzen durchströmten Körper hindurch, ist an jedem Querschnitte ceteris par. gleich gross und wächst mit der Dauer und Dichte des polarisirenden Stromes. Grüne Pflanzentheile nehmen dieselbe an. —

Von meinen eigenen Versuchsergebnissen will ich gleich hiezu bemerken, dass verholzte Pflanzentheile diese innere Polarisirbarkeit in höherem Grade aufweisen als junge saftige Schösslinge. Natürlich nimmt dieser Polarisationsstrom, wenn man die zeitlichen Aenderungen seines Intensitätsabfalls beobachtet, anfänglich rasch und allmählich immer langsamer bis zu Null ab. Diese Zeit habe ich bei ad hoc angestellten Versuchen, wo ein Zweig von einem starken Strom (bis zu 30 Zink-Kohlen-Elementen) durchflossen und darauf durch Umlegen eines Stromwenders rasch mit einem Galvanometer verbunden wurde, bis über 2 Minuten ausgedehnt gefunden. Die im ersten Augenblicke beobachtbare elektromotorische Kraft des Polarisationsstromes war bei halbverholzten Stengeln (Brassica) nicht unbeträchtlich. — Weiter unten werden gewisse Versuchsbedingungen angegeben werden, die auch bei grünen Schösslingen die innere Polarisation sehr stark auftreten lassen. —

Nach Kenntnissnahme dieser Thatsachen will ich jetzt die Ergebnisse eigener Versuche, soweit sie auf Leitungsfähigkeit Bezug haben, mittheilen. Ich habe nur langgestreckte Theile, Pflanzenstengel, junge Schösslinge von Vitis vinifera und vulpina, Ampelopsis heder., Clematis u. s. w. zuweilen auch ganze Pflanzen in Töpfen (Ricinus, Balsamine etc.) verwendet.

Bringt man die beiden freien Enden (Querschnitte) eines grünen Stengels in Zuleitungsgefässe, die mit Brunnenwasser[1]) gefüllt sind und mit den unpolarisirbaren Elektroden in leitender Verbindung stehen, so dass der Stengel die beiden Gefässe gleichsam als Brücke verbindet, so beobachtet man bei geringen Stromstärken (1 bis 2 Daniell) die oben beschriebenen störenden Nebenerscheinungen (äusserer Widerstand, innerer Widerstand, innere Polarisation) nur in geringem Grade. Am auffälligsten ist noch der

1) Es ist natürlich zweckmässig, zur Zuleitung eine Flüssigkeit zu wählen, die mit dem Pflanzensaft chemisch (und physikalisch) möglichst übereinstimmt. Ich hatte dazu halbprocentige Kalisalpeterlösung verwendet, habe aber keinen Vortheil gegenüber dem Gebrauche gewöhnlichen hiesigen Wassers gesehen.

Digitized by Google

äussere Widerstand, der die Bedingung dafür ist, dass die Stromstärke sofort steigt, wenn man am Eintrittsende des Stromes, nachdem derselbe längere Zeit in einer Richtung geflossen, vom Stengel ein kleines Scheibchen abschneidet. Eine Erscheinung, die auf inneren sekundären Widerstand zurückzuführen ist, werden wir erst ganz zu Ende besprechen: die nachfolgend mitgetheilte Beobachtung wird dadurch nicht gestört. Innere Polarisation ist bei diesen Versuchen in deutlicher Ausbildung nicht zur Beobachtung gekommen.

Dagegen ergeben zahlreiche Versuche, dass die Stromintensität unter sonst gleichen Umständen beträchtlicher ist, wenn der positive Strom vom Wurzelende gegen die Spitze im Stengelstück fliesst, als in der entgegengesetzten Richtung. Nennt man diese Richtung nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauche die aufsteigende, so heisst dies: der aufsteigende Strom ist stärker als der absteigende.

Diese Begünstigung der einen Stromrichtung äussert sich so: Ist die Stromintensität bei sehr langem Stengel oder durch einen sonstigen in den Stromkreis aufgenommenen Widerstand oder bei geringer elektromotorischer Kraft überhaupt nur klein, so ist auch der Unterschied im Ausschlage nach beiden Richtungen nur gering: je grösser im Allgemeinen die Stromintensität, um so grösser der obige Unterschied. — Dass gerade proportional mit der Stromstärke (oder Stromdichte) auch dieser Unterschied steige, lässt sich nicht nachweisen wegen verschiedener störender Nebeneinflüsse. Im Grossen und Ganzen scheint es aber so zu sein.

Es kann sich natürlich hiebei nur um ein Widerstandsphänomen handeln. Alle übrigen Bedingungen (die Richtung ausgenommen) bleiben ja im Versuche ungeändert. Es muss also der aufsteigende Strom einen geringeren Leitungswiderstand finden, als der absteigende. — Zunächst ist die zeitliche Entwicklung dieses Widerstandes von Interesse. Darüber spricht sich das directe Ergebniss der Versuche dahin aus, dass der Unterschied in der Leitungsfähigkeit von Anfang an vorhanden ist. Man beobachtet, wenn man den Strom zuerst in absteigender Richtung schliesst und möglichst rasch den Magnet zur Ruhe bringt, eine ganz bestimmte feste erste Einstellung, nicht etwa eine sofortige rasche Abnahme der Stromintensität. Sollte wirklich in den ersten Augenblicken der fliessende Strom so beträchtliche Veränderungen, wie die beobachteten Unterschiede sie voraussetzen, erfahren, so ist nach aller Analogie nicht einzusehen, warum diese Wirkung nicht mit langsamem Abklingen zur Beobachtung kommt. Wenn man unter Anwendung immer neuer Pflanzentheile den Versuch in der mannichfachsten Weise variirt, so sprechen alle Ergebnisse aufs deutlichste dafür, dass von vornherein ein verschiedenes Leitungsvermögen nach den beiden Richtungen vorhanden ist.

Dieser Unterschied ist durchaus constant: er ist aber bei verschiedenen hinter einander geprüften Pflanzentheilen von verschiedener rela-

Digitized by Google

tiver Grösse. Dies hängt von Umständen ab, die ich vollständig noch nicht eruiren konnte: vor Allem davon, ob die beiden Schnittflächen gleich frisch sind. Die frische Schnittfläche lässt, wie schon oben angegeben, den positiven Strom leichter eintreten. Dieser letztere Umstand kann sich mit dem Vermögen der verschieden guten Leitung nach den beiden Richtungen so combiniren, dass sogar vorübergehend der absteigende Strom stärker wird als der aufsteigende, wenn nur oben die Schnittfläche ganz neu ist, die untere dagegen schon lange besteht. Aber auch in diesem Falle überwiegt nach ganz kurzer Zeit, wenn die ganze Versuchsanordnung intakt zusammen bleibt, wieder der aufsteigende Strom.

Man könnte daran denken, die ganze Erscheinung wesentlich in die Endquerschnitte zu verlegen. Es ist darum nothwendig, wenn für die Continuität des Stengels ein specifischer Unterschied in den beiden Richtungen bewiesen werden soll, dem intakten Stengel selbst den Strom zuzuleiten. Auch hier wird sich in bestimmter Weise ein Unterschied erkennen lassen.

Der Strom wird bei dieser zweiten Art von Versuchen dem Stengel ab- und zugeführt durch mässig starke feuchte baumwollene Schnüre, die in verschiedener Weise angebracht wurden [1].

Vor Allem ist hiebei zu bemerken, dass die Grösse der Berührungsfläche zwischen Elektrode und Pflanzenstück von wesentlichem Einfluss auf den Verlauf der Stromesschwankungen bei continuirlicher Durchleitung ist. Ich erwähne diesen Versuch, obwohl derselbe bekannt und die Erklärung dafür oben angegeben ist, weil er bei weiterer Verfolgung für unsere Betrachtungen Interesse gewinnt. Die Erscheinung ist die folgende: Leitet man einem kurzen Stück Pflanzenstengel den Strom so zu, dass man die Baumwollschnüre kurz neben den Schnittflächen auf der Epidermis anbringt und das eine Band die ganze Peripherie des Stengels umfasst, während das andere nur mit feiner Spitze an einer kleinen Stelle berührt, so wird die Ablenkung beim Eintritt des positiven Stromes an der schmalen Berührungsstelle sofort vom Augenblicke des Stromschlusses an immer geringer, beim Eintritt an der breiten Berührungsstelle dagegen wächst er langsam an. Das rasche Abfallen des Stromes wird durch einen äusseren Widerstand erklärt, der an der Eintrittsstelle seinen Sitz hat. Dieser Widerstand wächst mit der Stromdichte: diese letztere aber ist unter sonst gleichen Umständen dem durchströmten Querschnitt verkehrt proportional.

---

1) Ich habe solche Schnüre, obwohl E. du Bois-Reymond an Baumwollendocht innere Polarisirbarkeit nachgewiesen hat, ohne Befürchtung gebrauchen dürfen, da ich an den beständig unter Wasser getauchten Fäden bei den geringen von mir verwendeten Stromstärken keine derartige Wirkung auf meine Galvanometer sah. Wäre eine solche Polarisation doch aufgetreten, so war sie jedenfalls von verschwindender Bedeutung gegenüber den vom Pflanzenstück bedingten Veränderungen.

Digitized by Google

Der Widerstand entwickelt sich darum um so rascher, je kleiner die berührende Eintrittsstelle und je stärker der Strom ist.

Das Ansteigen des Stromes, wenn er an der breiten Berührungsstelle eintritt, wird durch die Erwärmung, die der Strom selbst verursacht, bedingt. Dieses Ansteigen dauert langsam durch 4 bis 5 Minuten fort, ohne in dieser Zeit in eine Abnahme sich umzukehren. Dies zeigt, dass secundärer Widerstand überhaupt bei dieser Versuchsanordnung nur von sehr geringer Stärke sich entwickelt. Er wird durch die geringe Verbesserung des Leitungsvermögens, welch' letztere die Folge der schwachen Erwärmung ist, übercompensirt.

Die Thatsache, dass nur beim Eintritt des positiven Stromes an der schmalen Oberflächenstelle dieser Widerstand erscheint, führte zu der oben angegebenen Erklärung, dass es sich um kataphorische Wirkungen handle. Diese Erklärung, in dem allgemein eingeführten Sinne genommen, reicht für unsere Erscheinungen sicher nicht aus. Nach dieser Meinung ist das specifische Leitungsvermögen der an einander grenzenden Elektrolyte von wesentlichem Einfluss. Nun zeigt sich vor Allem, dass dieses Widerstandsphänomen bei Anwendung gewöhnlichen Wassers oder verdünnter Salzlösungen ganz gleichmässig auftritt; dann ist sicher der Unterschied zwischen dem Leitungsvermögen vom Pflanzensaft und gewöhnlichem Wasser nur ein sehr geringer: Besonders aber ist die folgende, schon bekannte [1]) Thatsache von Wichtigkeit. Kocht man den Stengeltheil, der eben noch den eigenthümlichen Widerstand zeigte, etwa 10 Minuten lang, so tritt bei erneuter Durchleitung des Stromes nichts von dem vorher Gesehenen wieder auf. Die Grösse der Elektroden ist jetzt durchaus gleichgültig für den Verlauf der Intensitätsschwankungen: Ferner ist — und dies hat auf die erste mitgetheilte Versuchsreihe Bezug — jetzt auch die Richtung des Stromes, ob auf- oder absteigend, für die Stromintensität gleichgültig. Die groben, direct erkennbaren Aenderungen, die das Kochen am Stengeltheil hervorbringt, bestehen hauptsächlich in einer geringen Wasseraufnahme, womit das Leitungsvermögen etwas zunimmt. Die Epidermis hat ganz ihr früheres Aussehen bewahrt und die chemische Natur des Pflanzensaftes ist sicher gar nicht oder um ganz geringes verändert. Es muss also die Möglichkeit, diesen Widerstand zu entwickeln, auf gewissen Bedingungen beruhen, die nur in der lebenden Pflanze existiren und mit deren Tod aufhören.

Diesen Widerstand sieht man natürlich auftreten, sowohl bei absteigender als bei aufsteigender Richtung des Stromes; und er zeigt sich, wenn man verschiedenartige Theile der ganzen Pflanzenoberfläche (Stengel, Blattspreite etc.) als Anlagestellen benutzt. Wählt man nun Zuleitungspunkte und sonstige äussere Versuchsbedingungen möglichst gleichartig,

---

1) Vergl. die obige Literatur.

Digitized by Google

so zeigen auch diese Versuche, dass die eine Stromrichtung und zwar die aufsteigende gegenüber der absteigenden begünstigt ist.

Man könnte dies Resultat, wenn der Unterschied gering wäre, rein statistisch feststellen, indem man alle möglichen Versuchsvarianten anstellt. Es ist indess diese Differenz so auffallend, dass schon wenige Versuche sie deutlich hervortreten lassen. Ich will dies in der folgenden schematischen Form aussprechen, die der ungefähre Ausdruck der Erscheinungen ist, die man an einem cylindrischen Stengelstücke beobachten kann:

A. Schmale Eintrittsstelle oben (breite unten):
   a) absteigender Strom: nimmt rasch und stetig ab;
   b) aufsteigender Strom: nimmt langsam zu.

B. Schmale Eintrittsstelle unten (breite oben):
   a) absteigender Strom: nimmt sehr langsam zu (scheint constant);
   b) aufsteigender Strom: nimmt sehr langsam ab (scheint constant).

Versuchsbeispiele sind sehr schwer anzuführen: Das eben Angegebene ist der mittlere, aber sehr constante Ausdruck zahlreicher Versuche.

Es ist in dem obigen Schema eigentlich nur eine Verschiedenheit in dem zeitlichen Auftreten der stromabändernden Einwirkungen ausgesprochen, nicht eine Verschiedenheit in dem specifischen Leitungsvermögen nach den beiden Richtungen. Allerdings scheint mir auch die letztere durch die sie verhüllenden Nebenerscheinungen hindurch aus den Versuchen erkennbar zu sein. Aber das unmittelbar Auffallende dieser Versuche lässt sich kurz so definiren: Die Veränderungen, die der fliessende elektrische Strom selbst erzeugt, werden in verschiedener Intensität und mit verschieden grosser Geschwindigkeit hervorgerufen, je nachdem die eine oder die andere Stromrichtung besteht. Die stromschwächenden Veränderungen treten bei unseren jetzigen Versuchsbedingungen rascher und stärker hervor, wenn der Strom von oben nach unten fliesst: dieselben Veränderungen entstehen in geringerer Intensität und langsamer, wenn der Strom von unten nach oben fliesst. Ich brauche wohl nicht auszuführen, dass die beobachtete Stromesänderung die Resultirende aus einer stromverstärkenden und mehreren stromvermindernden Nebenwirkungen ist. Eine genauere Analyse ist leicht anzustellen: sie lehrt nichts Weiteres. Natürlich ist die eine wie die andere Stelle am Stengel im Grossen und Ganzen gleich gut befähigt, die Eintrittsstelle abzugeben, die die ungünstigeren Stromintensitäten aufweist. Denn wenn man aus einem langen Stengel weiter nach oben oder nach unten ein kürzeres Stück zur Anstellung der Versuche sich herausschneidet, so ist im Allgemeinen der Verlauf dessen, was die beiden Stücke zeigen, derselbe. Es ist dann das Resultat dieser Versuche so zusammenzufassen: Im Inneren des Pflanzentheils müssen die Bedingungen dafür vorhanden sein, dass ein Widerstandsphänomen, dessen Auftreten mit der Grösse des stromaufnehmenden Oberflächentheils zusammenhängt, nach verschiedener Richtung in verschie-

Digitized by Google

dener Weise sich entwickelt. Es ist auch hier die aufsteigende Richtung gegenüber der absteigenden begünstigt.

Bei der nächsten Versuchsgruppe, die ich jetzt beschreiben werde, wird der Strom dem Pflanzenstengel oder der ganzen im Topfe stehenden Pflanze mit gleich grossen, ausgiebigen Berührungsoberflächen zugeleitet. Zumeist fallen zunächst auf eine Reihe von Erscheinungen, die so erklärt werden müssen, dass auf gewisse, die Stromintensität beeinflussende Veränderungen des intrapolaren Stengelstückes, die ausserhalb der Zuleitungsschnüre gelegenen, noch im normalen Zusammenhange stehenden Theile des Stengels eine Einwirkung haben. Man sollte ja a priori erwarten, dass nur die zwischen die Zuleitungsschnüre eingeschaltete Strecke für die elektrische Leitung in Betracht kommt. — Zugleich hiemit beobachtet man dann noch eine Reihe von Erscheinungen, die deutlich einen Unterschied zwischen oben und unten erkennen lassen. —

Man denke sich einen Schössling von 1 m Länge und auf demselben die den einzelnen Centimetern entsprechenden Zahlen von 1 bis 100 so aufgetragen, dass die Zahl 1 an die natürliche Spitze, die Zahl 100 an das der Wurzel nähere Ende zu stehen kommt. Nun lege man die Schnüre an die Stellen, die den Zahlen 97 und 89 etwa entsprechen, so dass ein 8 cm langes Stengelstück direct durchflossen wird: es werden dann eine Reihe von Erscheinungen anders sich zeigen, wenn das Stück von 1 bis 88 noch in natürlichem Zusammenhang mit dem unteren Ende sich befindet, wie wenn es weggeschnitten worden ist.

Man kann mit kurzen Worten diese Veränderungen so bezeichnen: Der Strom ist stärker in der Richtung, in welcher vor ihm das grössere, undurchflossene Stengelstück gelegen ist. Es ist also, wenn die beschriebene schematische Versuchsanordnung wieder benutzt wird, der Strom stärker, wenn er vom Punkte 97 zu 89 fliesst, als in der Richtung 89 gegen 97: — umgekehrt, fliesst der Strom vom Punkte 3 zum Punkte 11, so ist er stärker als in der Richtung 11 zu 3: weil in beiden Fällen jenseits des Austrittspunktes des Stromes (jenseits der Kathode) noch ein grösseres freies Stengelstück liegt. — In dem letzteren Falle, wo der eine Zuleitungspunkt die Spitze des Stengels, der Strom also absteigend gerichtet ist, überwiegt demnach der gerade jetzt behandelte stromverstärkende Umstand den früher erkannten gleichsinnig wirkenden (die aufsteigende Richtung) und zwar bei weitem: Der Strom ist in absteigender Richtung dadurch stärker als in aufsteigender.

Der eben in dieser Form ausgesprochene Satz von dem Einflusse des jenseits der Kathode gelegenen Stengelstückes ist natürlich wieder nur der allgemeine beiläufige Ausdruck dessen, was man wirklich beobachtet. Genauer muss dies so beschrieben werden. Es ist vor Allem schon der erste Ausschlag des Galvanometers bei der angegebenen Stromrichtung (meistens beträchtlich) stärker als bei der entgegengesetzten. Da ja durch

Digitized by Google

den Strom selbst Veränderungen, die die Intensität herunterdrücken, hervorgerufen werden, so ist es zweckmässig, möglichst rasch den Ausschlag am Galvanometer sich ausbilden zu lassen, was man durch kleine Veranstaltungen leicht zu Stande bringt.

Lässt man den Strom einige Zeit in derselben Richtung geschlossen, so bemerkt man als Regel eine Abnahme desselben, die durch die verschiedenen oben bezeichneten stromschwächenden Einflüsse bedingt ist. In dem verschieden raschen und verschieden starken Auftreten dieser letzteren zeigen sich Unterschiede, die an dem numerirten Zweig besprochen werden sollen.

Die Elektroden liegen bei 97 und 89: der Strom fliesst aufsteigend. Das beobachtete langsame Abfallen ist hier nur zum Theil durch das Auftreten des schon beschriebenen Widerstandes bedingt. Es tritt jetzt noch, durch den Strom entwickelt, eine elektromotorische Gegenkraft (innere Polarisation) auf. Diese ist die Ursache, dass beim raschen Wechseln der Stromesrichtung (durch Umlegen einer Wippe) die unmittelbar nachher beobachtete Stromstärke sogar grösser als die vorher bestandene ist. Diese Intensität nimmt aber zuerst rapid schnell, späterhin langsam ab, um allmählich in einem ebenso langsamen weiteren Abfall, wie vor der Stromumkehr aufzugehen. Diese jetzt beobachtete Stromintensität liegt beträchtlich niederer als die vor der Stromwendung in etwa gleichem Stadium vorhandene (also Stromstärke etwa 3 Minuten nach erstem Stromschluss beträchtlich stärker als Stromstärke 3 Minuten nach Umlegen der Wippe). Hätte die erste Schliessung des Stromes in absteigender Richtung (89 gegen 97) stattgefunden, so wäre die erste Ablenkung beträchtlich geringer gewesen als die des aufsteigenden Stromes.

Diese innere Polarisation, die hier zum erstenmale in unseren Versuchen so intensiv auftritt, dass es gelingt, sie direct in demselben Stromkreis zu erkennen, erscheint gerade unter diesen Versuchsbedingungen, wenn ausserhalb der Zuleitungsstellen noch freie, undurchströmte Stengelpartien gelegen sind, am intensivsten [1]). Sie ist ebenfalls (aber im Allgemeinen nicht so stark) zu beobachten, wenn man einem kurzen Stengelstück die Zuleitungsschnüre kurz neben den freien Querschnitten an die natürliche Oberfläche anlegt.

Diese innere Polarisation tritt auf, wenn der Strom nach den beiden Richtungen durch längere Zeit geschlossen war. Gewöhnlich aber ist sie stärker, wenn der Strom gegen das längere freie Stück floss, als in der entgegengesetzten Richtung (also stärker nach dem Strom 97 zu 89 als nach dem Strom 89 zu 97).

---

1) Es steht diese Erscheinung mit anderen gleichzeitig auftretenden elektrischen Phänomenen wahrscheinlich in einem gewissen inneren Zusammenhang. Doch will ich hierauf, da dies nicht im ganzen Plane liegt, einstweilen nicht eingehen.

Digitized by Google

Legt man die Elektroden an der Spitze des Stengels an (bei 3 und 11), so beobachtet man ebenfalls den oben angegebenen allgemeinen Unterschied, d. h. der Strom 3 zu 11 ist stärker als 11 zu 3: es ist aber dieser Unterschied in den allermeisten Fällen geringer, als wenn die Elektroden an der Basis des Stengels liegen. Man kann sagen: die bessere Leitungsfähigkeit des Stengels in aufsteigender Richtung gleicht das Ueberwiegen des Stromes in der Richtung, in der vor ihm noch eine undurchflossene Partie gelegen ist, theilweise aus.

Der wirkliche Abfall der Stromintensität bei dauerndem Schliessen geschieht demnach etwa so. Die Stromintensität bei der Richtung 3 zu 11 und 11 zu 3 nimmt ungefähr mit der gleichen Geschwindigkeit ab. Dagegen geschieht in der Richtung 89 zu 97 die Verminderung viel rascher als in der Richtung 97 zu 89. — Was die relative Betheiligung der beiden Componenten (Widerstand und Polarisation) an dem beobachteten Stromabfall betrifft, so scheint mir, soweit ich einstweilen aus Versuchen über diesen schwierigen Gegenstand etwas aussagen kann, eher der Widerstand nach beiden Richtungen verschieden; eine verschieden starke Polarisirbarkeit nach beiden Richtungen, glaube ich, ist nicht vorhanden.

Bemerken will ich hier noch, dass diese Polarisation bei relativ geringen Stromstärken schon recht beträchtlich ist und dass sie nur, wenn man der Oberfläche des Stengels (nicht dem Querschnitte) den Strom zuleitet, so stark auftritt. Die Epidermis des Stengels hat auf das Quale der Erscheinungen keinen Einfluss: schabt man die Oberhaut an zwei Stellen weg und legt die Zuleitungsschnüre an das verwundete Parenchym, so ist jetzt nur die Stromintensität beträchtlich grösser als vorher: in demselben Maasse aber haben auch die Geschwindigkeiten, womit die Intensitätsveränderungen geschehen, zugenommen. Ja die innere Polarisirbarkeit scheint relativ noch beträchtlicher geworden zu sein.

Natürlich kommen alle die Erscheinungen, die wir als die Resultate dieser dritten Gruppe von Versuchen beschrieben haben, zur Beobachtung, wenn man durch ganze in Töpfen stehende Pflanzen elektrische Ströme leitet. Ich mache hierauf zur Beurtheilung der dabei herrschenden Stromstärken besonders aufmerksam.

Schneidet man an den Zweigen während der Stromdauer die extrapolar gelegenen Stücke ab, so bemerkt man, dass dadurch momentan Aenderungen in den eben bestehenden Ausschlägen hervorgerufen werden. Diese Ausschläge sind Summationswirkungen und der eine Summand davon ist die elektromotorische Kraft, die der Akt des Schneidens und Quetschens selbst in den Stengeln erregt. Ich habe in dem II. Bande dieser »Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg« auf Seite 1 bis 17 ausführliche Mittheilung hierüber gemacht. Darnach wird diejenige Elektrode, in deren Nähe der Schnitt geführt wird, stärker negativ gegen die andere, in deren Nähe die Stengel intakt geblieben, so dass also im letzteren selbst

Digitized by Google

ein elektrischer Strom von der Schnittflächenelektrode gegen die intakte Elektrode hin gerichtet auftritt. Dieser Strom addirt sich dem schon bestehenden hinzu. Es wird also unmittelbar die folgende Tabelle verständlich sein:

Unten abgeschnitten:		aufsteigender Strom:		nimmt zu.
Oben	-	aufsteigender	-	nimmt ab.
Unten	-	absteigender	-	nimmt ab.
Oben	-	aufsteigender	-	nimmt zu.

Das Eintreten dieser Erscheinungen ist durchaus sicher. Der neu hinzutretende Ausschlag scheint im Allgemeinen um so grösser, je näher an der Elektrode man schneidet. Ob die Länge des weggeschnittenen Stückes einen Einfluss habe, darüber kann ich einstweilen bei dem Wechsel im jeweiligen Versuchsergebniss keine zusammenfassende Angabe machen.

Vor Allem aber erwartet man von dem Schneiden neben dieser elektromotorischen Wirkung einen Effekt auf die oben beschriebenen Differenzen in der Leitungsfähigkeit. Diese Unterschiede werden durch das Abschneiden des jenseits der Kathode liegenden freien Stengelstückes nicht sofort vollständig aufgehoben. Man beobachtet vielmehr unmittelbar nach dem Schneiden nur einen relativ kleinen Rückgang der zunächst beobachteten Verhältnisse und erst im Verlaufe von mehreren Minuten treten allmählich solche Aenderungen in der Leitungsfähigkeit ein, wie man sie von einem ursprünglich als kurzes Stück in die Leitung gebrachten Zweig erwarten kann. Wenn also beispielsweise bei der Stromrichtung 3 zu 11 bei 12 etwa abgeschnitten wird, so ist zunächst noch die Stromrichtung 3 zu 11 überwiegend über die Richtung 11 zu 3. Erst nach einiger Zeit kommt dann die bessere Leitungsfähigkeit in aufsteigender Richtung zur deutlichen Erscheinung.

Einige allgemeine Beobachtungen, die gleichmässig bei den verschiedenen Versuchsmanieren gemacht werden, müssen noch kurz berührt werden.

Lässt man irgend eine Versuchsanordnung durch längere Zeit in derselben Verbindung, so beobachtet man eine stetige Abnahme der Ausschläge und damit eine immer weiter fortschreitende Ausgleichung der anfänglich in verschiedener Weise sich ändernden Verschiedenheiten. Diese Abnahme ist vor Allem durch äusseren Widerstand bedingt: denn es hebt sich die Stromintensität durch Verschieben der Elektroden. Dieser äussere Widerstand erscheint aber auch dann, wenn gar kein Strom durch den Pflanzentheil hindurch geschickt wird, hervorgerufen durch das blosse Anliegen der feuchten Elektrode. Es scheint mir diese Erscheinung wichtig für die Erklärung des Auftretens dieses Widerstandes überhaupt. Diese Wirkung des äusseren Widerstandes ist in exquisiten Fällen so beträchtlich, dass bei geringer Verschiebung der einen Elektrode der durch das längere Stück eingeführte grössere Widerstand vollständig ausgeglichen wird durch die Widerstandsverminderung, welche die frische Zuleitungs-

Digitized by Google

stelle bedingt. Uebrigens ist dieses, wie alle anderen stromschwächenden Momente, viel stärker, wenn man an der Oberfläche oder dem Längsschnitte des Stengels überhaupt, als wenn man am Querschnitt anlegt. — Daneben aber treten durch die längere Dauer des Stromes, gleichgültig, ob man die Richtung variirt oder nicht, im Inneren Veränderungen auf, welche die Leitungsfähigkeit immer mehr heruntersetzen. Dieses ist ein eigentlicher innerer Widerstand und in dem eben Gesagten liegt eine Bestätigung des oben angegebenen Satzes von E. du Bois-Reymond, dass der innere Widerstand von der Richtung des primären Stromes unabhängig sei.

Weitere Einzelheiten der Versuche will ich einstweilen, da dieselben zu dem oben Gesagten, in gewissem Sinne Zusammengehörigen, vorderhand keine Beziehungen erkennen lassen, nicht mittheilen.

Eine Erklärung der beschriebenen Thatsachen auf Grund schon vorhandener allgemeiner Erkenntnisse lässt sich nicht geben, wenn auch manche interessante Beziehung zu Bekanntem jetzt schon sich hervorheben liesse. Eine Erklärung aber auf Grund neu aufgestellter Hypothesen will ich erst dann versuchen, wenn ich diese letzteren besser begründen kann, als dies jetzt noch der Fall ist.

Das eigentliche Resultat dieser Untersuchungen kann man dahin kurz zusammenfassen: Pflanzentheile, die hauptsächlich nach einer Richtung ausgedehnt sind, lassen bei der Prüfung auf das elektrische Leitungsvermögen Unterschiede zwischen oben und unten, resp. zwischen aufsteigender und absteigender Richtung erkennen.

Digitized by Google

XIV.

Ueber specifische Assimilationsenergie[1]).

Von

Carl Weber.

Bekanntlich sind es die grünen Blätter, welche durch ihre Assimilationsthätigkeit die verbrennliche Substanz produciren. Diese aber wird durch das Trockengewicht abzüglich der Asche gemessen, wobei noch ein durch die Athmung herbeigeführter Verlust zu berücksichtigen ist. Es fragt sich nun, ob die Assimilationsenergie oder, was dasselbe bedeutet, die Production der verbrennlichen Substanz, welche in einer bestimmten Zeiteinheit, bezogen auf die Einheit der Blattfläche, stattfindet, bei allen Pflanzen dieselbe oder eine specifisch verschiedene sei.

Um über diese Frage einigen Aufschluss zu erhalten, stellte ich im Juni und Juli verflossenen Jahres Versuche mit Helianthus annuus (1 Exemplar), Ricinus communis (1 Exempl.), Phaseolus multiflorus (2 Exempl.) und Tropaeolum majus (2 Exempl.) an. Der Aufgabe entsprechend war an jeder dieser Pflanzen die Blattflächenentwickelung so genau als möglich zu beobachten und zu bestimmen, um wieviel sie ihr Trockengewicht während einer festgesetzten längeren Periode vermehrten. Nach der Ausführung dieser Bestimmungen erfuhr man dann, mit welcher mittleren Energie die Einheit der Blattfläche einer Pflanze (etwa 1 □cm) sich an der Production der verbrennlichen Substanz im Verlauf eines Tages der besagten Periode betheiligt hatte, wenn man durch die Summe aller während der successiven Tage vorhanden gewesenen Blattflächen das Gewicht der gesammten assimilirten Substanz dividirte. Da nun aber ein Assimilationstag kein bestimmt abgegrenzter und immer gleich grosser Zeitabschnitt ist — man weiss ja nicht, wann beginnt die Pflanze des Morgens zu assimiliren, wann hört sie des Abends auf — so beschränkte ich mittels geeigneter Verdunkelungen, welche Abends vor Beginn der Dämmerung angebracht und Morgens nach ihrer Beendigung wieder abge-

---

1) Der nachfolgende Aufsatz ist ein Auszug aus einer demnächst zu publicirenden Dissertation.

Digitized by Google

nommen wurden, die tägliche Beleuchtungsdauer auf eine bestimmte Zahl von Stunden und konnte auf diese Weise eine Stunde beziehentlich einen beliebigen Zeitraum, von etwa 10 Stunden, als Zeiteinheit ansetzen.

Selbstverständlich waren nur dann vergleichbare Resultate zu erzielen, wenn die Pflanzen unter vollkommen gleichen äusseren Bedingungen assimilirten, für deren Herstellung deswegen Sorge getragen wurde. Im Uebrigen konnte es für mich gleichgiltig sein, ob durch die Umgebung, in der die Pflanzen lebten, ein Einfluss auf die Resultate im Einzelnen zur Geltung kam, wofern dieses nur für alle gleichmässig geschah. Ich entschloss mich daher unbedenklich, die Pflanzen in Töpfen zu cultiviren und den Versuch selbst in einem kleinen Gewächshause anzustellen, welches so beschaffen war, dass sie von allen Seiten Licht in genügender Fülle und und mit nicht gar zu beträchtlicher Verminderung seiner Intensität empfangen konnten. Ich hatte dabei den Vortheil, in der regelmässigen Bestimmung der Blattfläche nicht durch die Ungunst der Witterung behindert zu sein, sowie die Pflanzen vor den zahlreichen Gefahren besser bewahrt zu wissen, denen sie im Freien beständig ausgesetzt sind, zumal da es mir darauf ankommen musste, dass womöglich nichts von der Pflanzensubstanz verloren ging.

Die Versuchspflanzen waren Mitte Mai ausgesäet. Ich begann den Versuch, als sie zwei bis drei ziemlich entwickelte Blätter besassen. Ihre Trockengewichte um diese Zeit bestimmte ich je aus einer grösseren Anzahl gleich alter und gleich kräftiger Exemplare. Bei Phaseolus und Tropaeolum war hiervon noch das Gewicht der nicht entleerten Cotyledonen nebst den Samenschalen in Abzug zu bringen, welches ich in ähnlicher Weise ermittelte.

Die Entwickelung der Pflanzen ging bis auf einige geringfügige, hier nicht näher zu erörternde Unregelmässigkeiten gegen Ende des Versuchs normal von statten, wovon ich mich durch eine Anzahl von Exemplaren derselben Species überzeugte, welche neben den Versuchspflanzen cultivirt wurden und z. Th. die nämliche Beschränkung in der Beleuchtungsdauer erfuhren, wie diese selbst. Der Zuwachs von jungen Blättern erfolgte so reichlich, dass ich mich in Anbetracht der Schwierigkeit der Messungen genöthigt sah, ihm Einhalt zu gebieten, indem ich bei Phaseolus die Gipfel kappte und bei Tropaeolum die Axillarknospen ausbrach. Ohnehin konnte es für meine Aufgabe gleichgültig sein, ob die Pflanzen mit einer grösseren oder geringeren Zahl von Blättern assimilirten, da es einzig darauf ankam, ihre Fläche zu kennen und sie auf das schliesslich erhaltene Trockengewicht anzuwenden. — Kranke oder beschädigte Blätter wurden selbstverständlich sofort beseitigt.

Die eigentliche Schwierigkeit der Aufgabe lag in den ungemein zahlreichen und zeitraubenden Blattmessungen. Diese sollten nicht allein mit der äussersten Genauigkeit ausgeführt werden, sondern es durfte auch

Digitized by Google

kein Blatt trotz wiederholter Messung irgend welche Beschädigung erleiden.

Diesen Anforderungen suchte ich durch die folgenden beiden, gleichzeitig angewandten Methoden zu genügen. Die erste bestand in der Messung mittelst des Schätzquadrates. Zu dem Zwecke war auf einer dünnen Glimmerplatte ein Centimeter-Quadratnetz eingeritzt, welches noch Viertel-Quadratcentimeter abzulesen erlaubte. Unter das zu messende Blatt wurde zunächst ein dünnes, mit weichem Leder überzogenes Brettchen geschoben, welches einen tiefen Ausschnitt zur Aufnahme des Blattstieles besass, und dessen Ränder ein wenig erhaben waren. Alsdann wurde die Glimmerplatte darauf gelegt und fest gegen die erhabenen Ränder des Brettchens gedrückt. Das Blatt lag nunmehr locker darunter, aber dennoch fest genug, um selbst bei etwaiger stärkerer Bewegung des Körpers seine Lage nicht zu verändern. Die ganze Vorrichtung konnte bequem in der linken Hand gehalten werden, während die rechte frei blieb, um die abgelesenen Werthe zu notiren. Diese Methode fand bis zum 11. Juni bei allen Versuchspflanzen, von da ab nur noch bei Tropaeolum Anwendung.

Die zweite bestand darin, dass die Blätter mittelst einer auf Glas haftenden Farbe auf Tafeln von solchem durchgepaust wurden. Von den Pausen stellte ich mittelst photographischen Papieres Abzüge her, welche mit dem Planimeter ausgemessen werden konnten. Als Unterlage für die zu fixirenden Blätter diente auch hier ein wie das oben beschriebene Brettchen von angemessener Grösse. Die Glastafeln wurden mit schmalen Streifen von weichem Leder umklebt, um ihre scharfen Ränder für den Fall einer (nicht immer zu vermeidenden) Berührung mit der Pflanze unschädlich zu machen. Die Farbe, welche aus einem dünnflüssigen Gemenge von Russ, Terpentin und wenigem Canadabalsam bestand, trug ich mittels eines feinen Pinsels oder einer weichen Stahlfeder auf. Beim Zeichnen neigte ich die Glastafel mit der Unterlage so, dass ich allemal das Spiegelbild meines linken Auges unter dem zu copirenden Blattrande sah, wodurch ein parallactischer Sehfehler vermieden wurde.

Der wahrscheinliche Fehler jeder Messung betrug bei beiden Methoden noch nicht 1 %. Ich will ihn zu 1,5 % veranschlagen, indem ich noch dazu rechne, dass die Unebenheiten der Blätter kleine Fehler bedingten.

Da das Ziel war, eine möglichst genaue Kenntniss von der Blattflächenentwickelung jeder der Versuchspflanzen zu erlangen, so mussten die Messungen in möglichst kurzen Zwischenräumen erfolgen. Bis zum 19. Juni geschah dies alltäglich, von da ab sah ich mich wegen der Häufung des zu bewältigenden Materials gezwungen, zweitägige Perioden eintreten zu lassen, indem ich die Pflanzen in zwei Gruppen theilte, deren eine die beiden Tropaeolum bildeten, und welche einen Tag um den anderen der Messung unterzogen wurden. Diese selbst nahm ich stets beim Anbruch des Abends vor, um die Pflanzen nicht während der Assimilation zu stören.

Digitized by Google

Was die Verwerthung der so erhaltenen Zahlen betrifft, so konnte ich zunächst, ohne grossen Fehler befürchten zu müssen, aus den zweitägigen Messungen durch einfache Interpolation die täglich vorhanden gewesenen Blattflächen ableiten. Durch abermalige Mittelnahme zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Blattflächen berechnete ich sodann diejenige, welche während der Beleuchtungsdauer des betreffenden Tages im Mittel thätig gewesen war[1]). Dabei konnte mit Rücksicht auf die niedrige Temperatur der Nächte der in diesen stattfindende Zuwachs vernachlässigt werden.

Schliesslich wurde die mittlere Blattfläche eines jeden Tages mit der Zahl der Assimilationsstunden des letzteren multiplicirt, die Summe aller dieser Producte in die zuletzt vorhandene Trockensubstanz dividirt, und so die Leistung eines Quadratcentimeters pro Stunde gewonnen. Um bequemere und anschaulichere Zahlen zu gewinnen, habe ich die Leistungen auf 1 □m und eine Periode von 10 Stunden berechnet.

Zur Bestimmung der assimilirten Substanz wurden die ganzen Pflanzen bei 100° C. getrocknet. Von diesen Gewichten brachte ich bei allen rund 4 %[2]) Asche in Abzug, da keine Angaben über den Gehalt daran für die Versuchspflanzen vorlagen und ich selbst nicht in der Lage war, ihn festzustellen. Um über den Athmungsverlust Aufschluss zu erhalten, stellte ich für jede Species einen hierauf bezüglichen Versuch an und bediente mich dazu des von Sachs, Experimentalphysiol. p. 271, beschriebenen Verfahrens. Aus dem Gewicht der Kohlensäure, welche ein bestimmtes Quantum der Pflanze in gegebener Zeit entbunden hatte, berechnete ich, einen wie grossen Verlust an Stärke 100 g der Trockensubstanz in 24 Stunden erfahren, und fand

für Tropaeolum majus . .	3,6 %
- Phaseolus multiflorus . .	3,7 -
- Ricinus communis . .	2,7 -
- Helianthus annuus . .	3,5 -

Für die Berechnung nahm ich an, dass die Trockengewichtszunahmen dem Alter der Pflanzen proportional erfolgten, und bestimmte demgemäss durch Interpolationsreihen die mittleren Verluste für 5—7 tägige Perioden, deren Summen die bezüglichen Gesammtverluste darstellten. Selbstverständlich wurden die oben angeführten Zahlen für diese Berechnung abgerundet, da die zu erwartenden Werthe doch nur annähernde Richtigkeit besitzen konnten.

---

1) Siehe die in der ausführlichen Abhandlung mitgetheilten Tabellen.

2) Siehe die Anmerkung zu der folgenden Tabelle.

Digitized by Google

Zusammenstellung der Resultate.

Namen der Versuchspflanze.	Dauer des Versuchs.	Summe der Producte aus □cm täglicher Blattfläche in die bezüglichen Beleuchtungsstunden.	Trockengewicht beim Beginn des Versuchs.	Trockengewicht der Samenschalen und nicht entleerten Cotyledonen.	Trockengewicht beim Schluss des Versuchs.	Zunahme an Trockengewicht.	Assimil. Substanz nach Abzug von 4% Asche [1]).	Approximativer Athmungsverlust.	Assimilationsenergie. (Leistung eines □m in 10 Stunden.)
Tropaeolum majus I	50 Tage	254231	0,127 g	0,075 g	9,090 g	9,088 g	8,676 g	1,6 g	4,042 g
Tropaeolum majus II	50 -	207476	0,127 -	0,075 -	8,957 -	8,905 -	8,549 -	1,6 -	4,891 -
Phaseolus multifl. I	48 -	187599	0,545 -	0,169 -	6,212 -	5,836 -	5,608 -	0,8 -	3,413 -
Phaseolus multifl. II	48 -	326503	0,545 -	0,169 -	9,279 -	8,903 -	8,547 -	1,8 -	3,016 -
Ricinus communis	49 -	410056	0,128 -		20,546 -	20,418 -	19,601 -	2,1 -	5,292 -
Helianthus annuus	43 -	592101	0,098 -		29,899 -	29,806 -	28,614 -	4,3 -	5,559 -

1) Die bei der Asche und dem Athmungsverlust begangenen Fehler fallen nicht besonders ins Gewicht, da sie erst in der zweiten Decimale der Resultate zur Geltung kommen.

Digitized by Google

Die hier zusammengestellten Ergebnisse ermöglichen die Beantwortung von drei verschiedenen, an sich gleichberechtigten Fragen, nämlich erstens der, wie gross das Trockengewicht überhaupt (ohne Berücksichtigung der Asche und des Athmungsverlustes) gewesen sei, welches die Einheit der Blattfläche in gegebener Zeit producirte; ferner, wie hoch sich der durch sie thatsächlich veranlagte Nettogewinn an verbrennlicher Substanz belaufen habe (der Athmungsverlust ausser Acht gelassen); und endlich, wie ausgiebig ihre Assimilationsthätigkeit selbst gewesen sei, wenn man dem Athmungsverlust (und der Asche) Rechnung trägt. Nur auf die Beantwortung dieser letzten Frage kam es mir an.

Bei der Betrachtung der Resultate wird es für jemand, der mit der Cultur der Pflanzen vertraut ist, nicht auffällig sein, dass ich trotz aller Sorgfalt der Beobachtung bei den paarweise vorhandenen Versuchsexemplaren von einander abweichende Resultate erhalten habe. Dergleichen ist eben in der individuellen Verschiedenheit begründet und kann nur dadurch vermieden werden, dass man das Mittel aus einer grossen Zahl von Beobachtungen nimmt. Diese auf einmal anzustellen, war mir bei den zahlreichen Schwierigkeiten, welche sich schon bei diesen wenigen Beobachtungen einstellten, nicht möglich. Indessen glaube ich auch nicht, dass der Einfluss der individuellen Verschiedenheit so gross ist, wie es hier erscheint, da in diesem Falle der Hauptgrund der Abweichungen sicher in Beleuchtungsdifferenzen der betreffenden Pflanzen zu suchen ist. Diese waren solcher Art, dass ihr Einfluss auf die Resultate durch Mittelnahme vollkommen ausgeglichen wird, und zwar so, dass auch diese Mittelwerthe mit den einfachen, bei Ricinus und Helianthus erhaltenen unbeanstandet verglichen werden dürfen[1]). Demnach betrug die absolute Assimilationsenergie

für Tropaeolum majus . .	4,466
- Phaseolus multiflorus . .	3,215
- Ricinus communis . .	5,292
- Helianthus annuus . .	5,559

Man kann aus diesen wenigen Beispielen schon entnehmen, dass die Assimilationsenergie unter übrigens gleichen Bedingungen bei allen Pflanzen nicht die nämliche, sondern eine jeder Species eigenartige sein wird.

Bezeichnet man die specifische Assimilationsenergie von Tropaeolum majus mit 100, so ist die

von Phaseolus multiflorus =	72,0
- Ricinus communis =	118,5
- Helianthus annuus =	124,5

1) Des Näheren verweise ich auf meine ausführlichere Abhandlung.

Digitized by Google

Es fragt sich nun, in wiefern diese Werthe sich ändern, wenn die nämlichen Pflanzen unter günstigeren Bedingungen assimiliren, als es hier geschah. Gewiss werden die absoluten Energien grösser ausfallen, ob aber die specifischen nicht trotzdem dieselben blieben, wäre noch zu entscheiden.

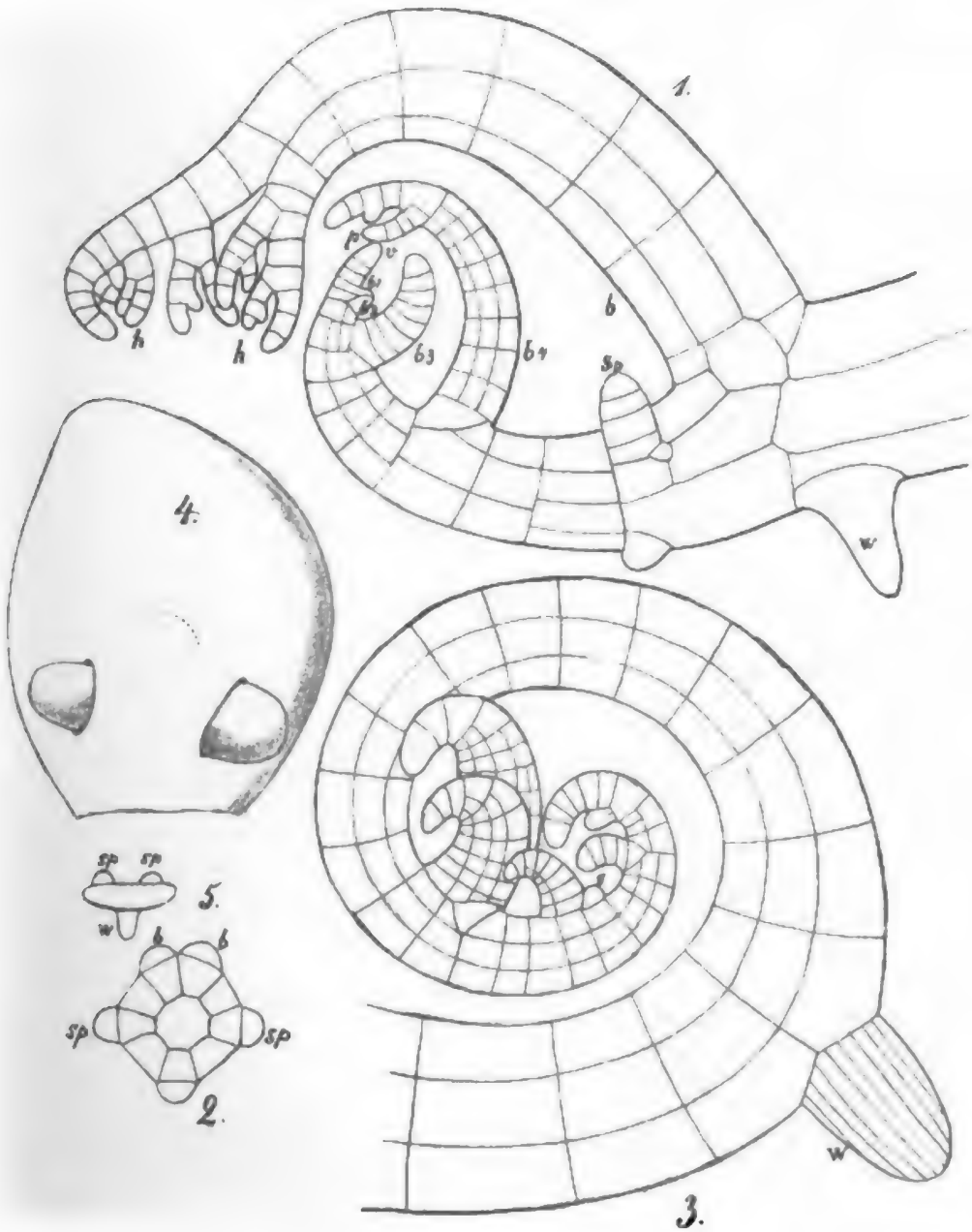
Zum Schluss will ich noch die absoluten Assimilationsenergien von einigen Maisvarietäten anführen, welche geeignet sein dürften, für die Resultate, welche man bei Versuchen im freien Lande zu erwarten haben wird, einige Anhaltspunkte zu liefern. Ich habe diese Werthe aus den von Kreussler, Landw. Jahrb. 1877, p. 786, mitgetheilten Daten über die Blattflächenentwickelung und die Trockengewichtszunahmen der betreffenden Maisvarietäten berechnet.

Namen der Varietät.	Vegetationsdauer.	Summe der täglich vorhanden gewesenen Blattflächen in □m.	Trockengewicht am Schluss der Vegetationsperiode.	Durchschnittliche Leistung eines □m pro ca. 15-stündige tägliche Beleuchtung.	Assimilationsenergie (pro 1 □m in 10 Stdn.)
Hühner-Mais . .	28. Mai — 24. Aug.	9,45	90,5 g	9,6 g	6,4 g
Oberländer-Mais .	28. - — 15. Sept.	10,34	87,2 -	8,4 -	5,6 -
Ungar. Früh-Mais .	28. - — 7. -	20,14	218,3 -	10,6 -	7,1 -
Bad. Früh-Mais. .	28. - — 15. -	22,22	158,1 -	7,1 -	4,7 -
Pferdezahn-Mais .	28. - — 7. -	41,04	245,1 -	6,0 -	4,0 -

Man sieht, dass sich hier wenigstens bei den drei ersten Varietäten grössere Zahlen als bei meinen Versuchspflanzen ergeben. Selbstverständlich muss ich es dahingestellt sein lassen, ob dieselben einzig den günstigeren Verhältnissen zuzuschreiben sind, welche hier zur Geltung kamen, oder z. Th. durch die etwaige grössere specifische Assimilationsenergie dieser Pflanzen selbst mit veranlasst sind. Die beträchtlichen Unterschiede, welche sich zwischen den Assimilationszahlen der einzelnen Varietäten herausstellen, sind gewiss nicht allein als in der Natur derselben begründet anzusehen. Die Hauptursache davon ist ohne Zweifel darin zu suchen, dass die Pflanzen, welche alle in gleichen Intervallen standen, sich in verschieden hohem Maasse gegenseitig beschatteten, je nach der specifischen Höhe und Mächtigkeit, welche jede Varietät erreicht. Dadurch erklärt es sich auch, dass die beim Pferdezahn- und beim Badischen Früh-Mais gefundenen Werthe, trotz der sonst günstigen Bedingungen, unter denen sie zu Stande kamen, z. Th. noch hinter den von mir erzielten zurückstehen.

Digitized by Google

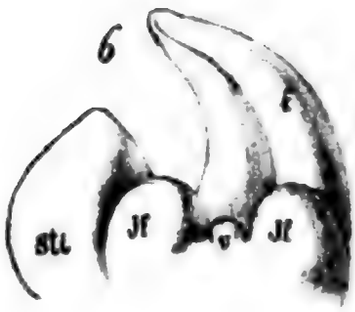
Tf. VIII

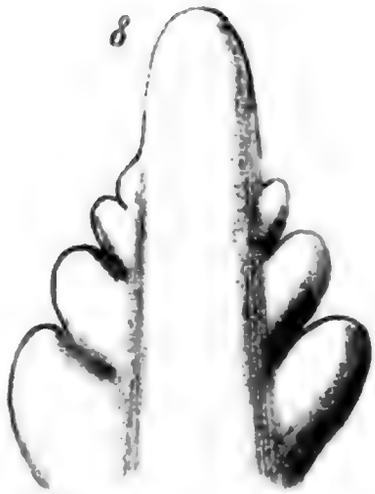


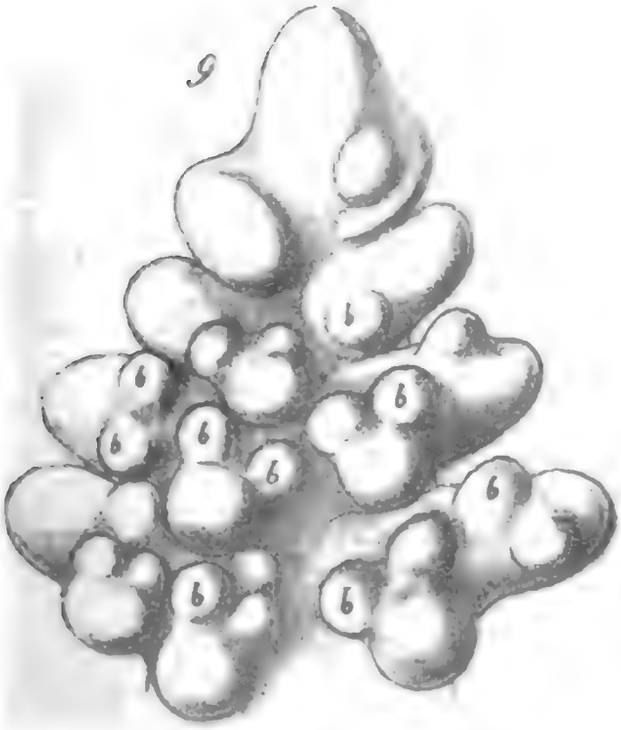
Aubeldruck Anstalt von C. F. Kaiser Lindenhöhe b. Cöln a. Rh.

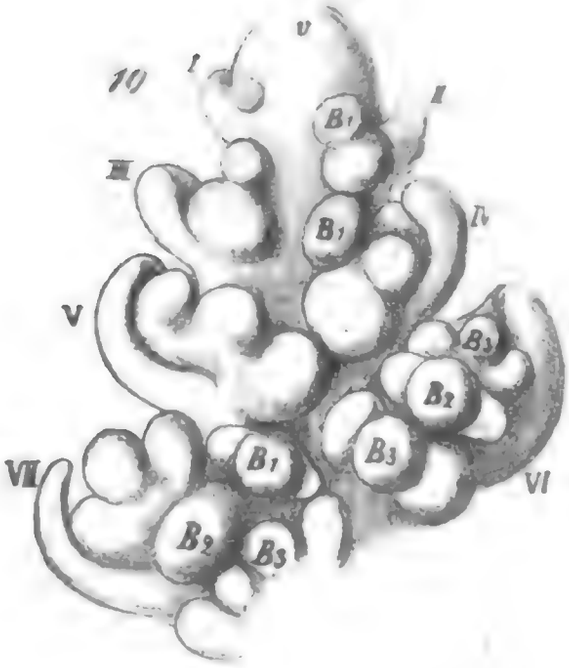
Digitized by Google

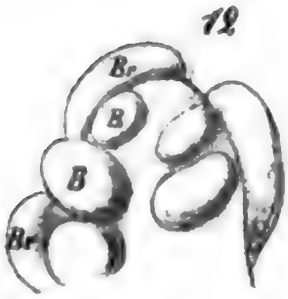
Digitized by Google

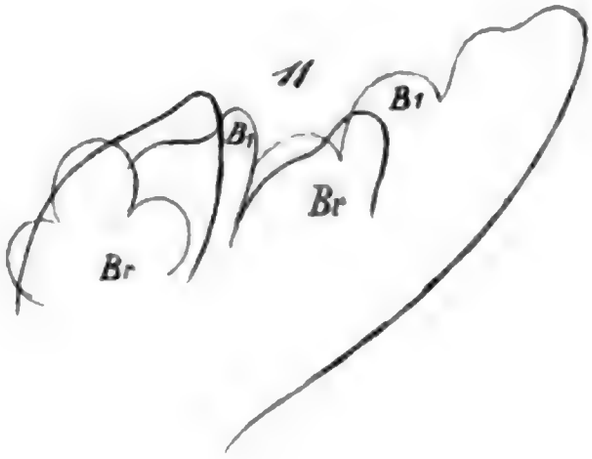










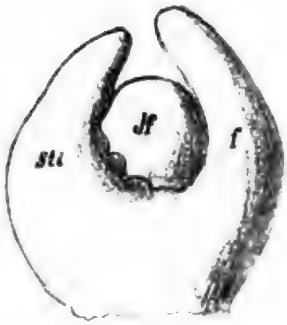


Digitized by Google

Taf. X

13

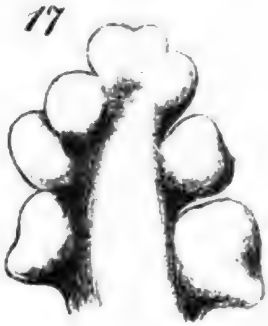
14



15

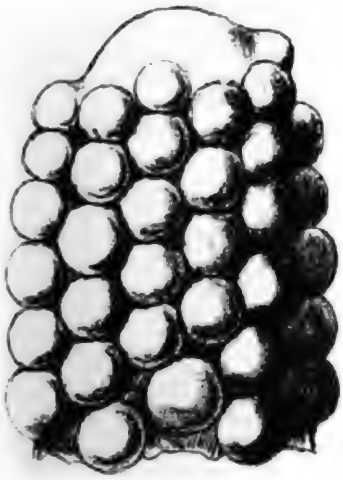
16

17

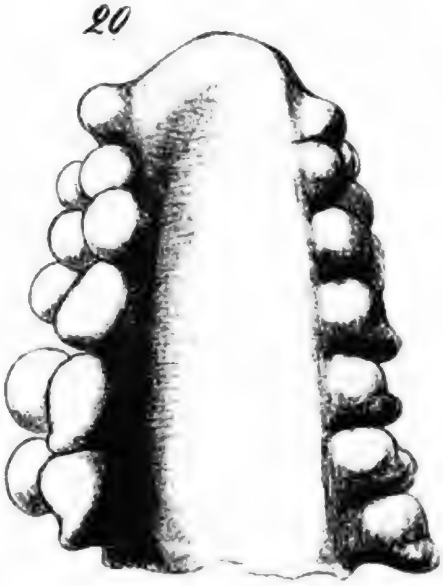


18

19



20



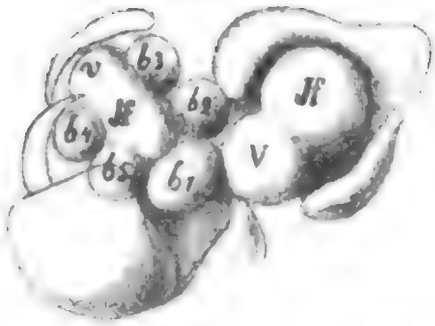
Aubeldruck-Anstalt v. C. F. Kaiser, Lindenhöhe b. Cöln.

Digitized by Google

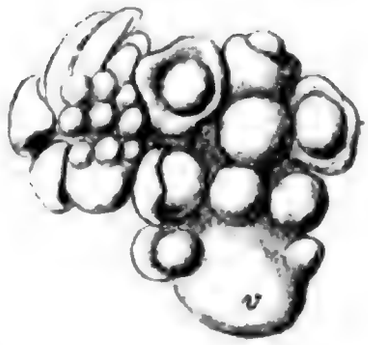
Taf. XI

21

22



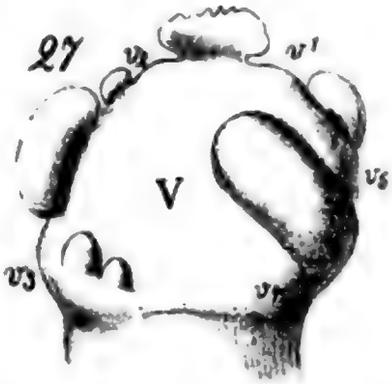
23



25

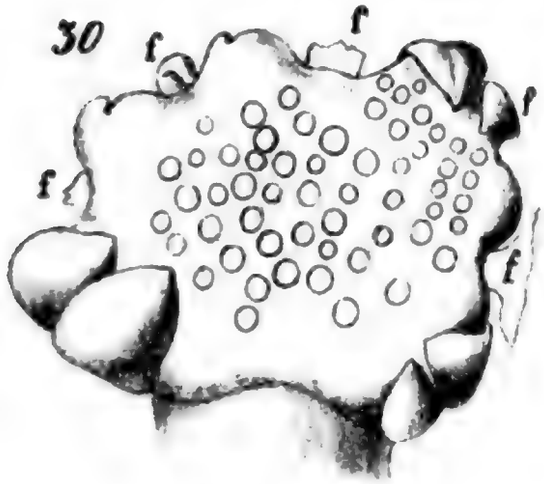
26

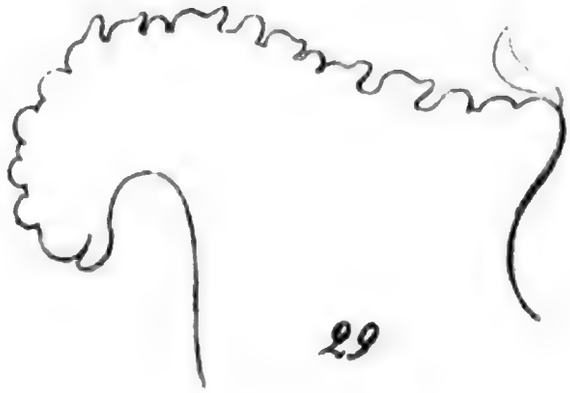
27



28

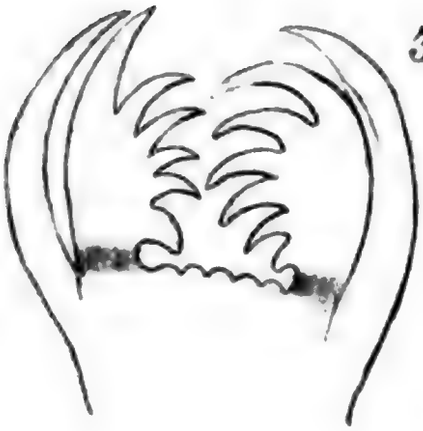
30





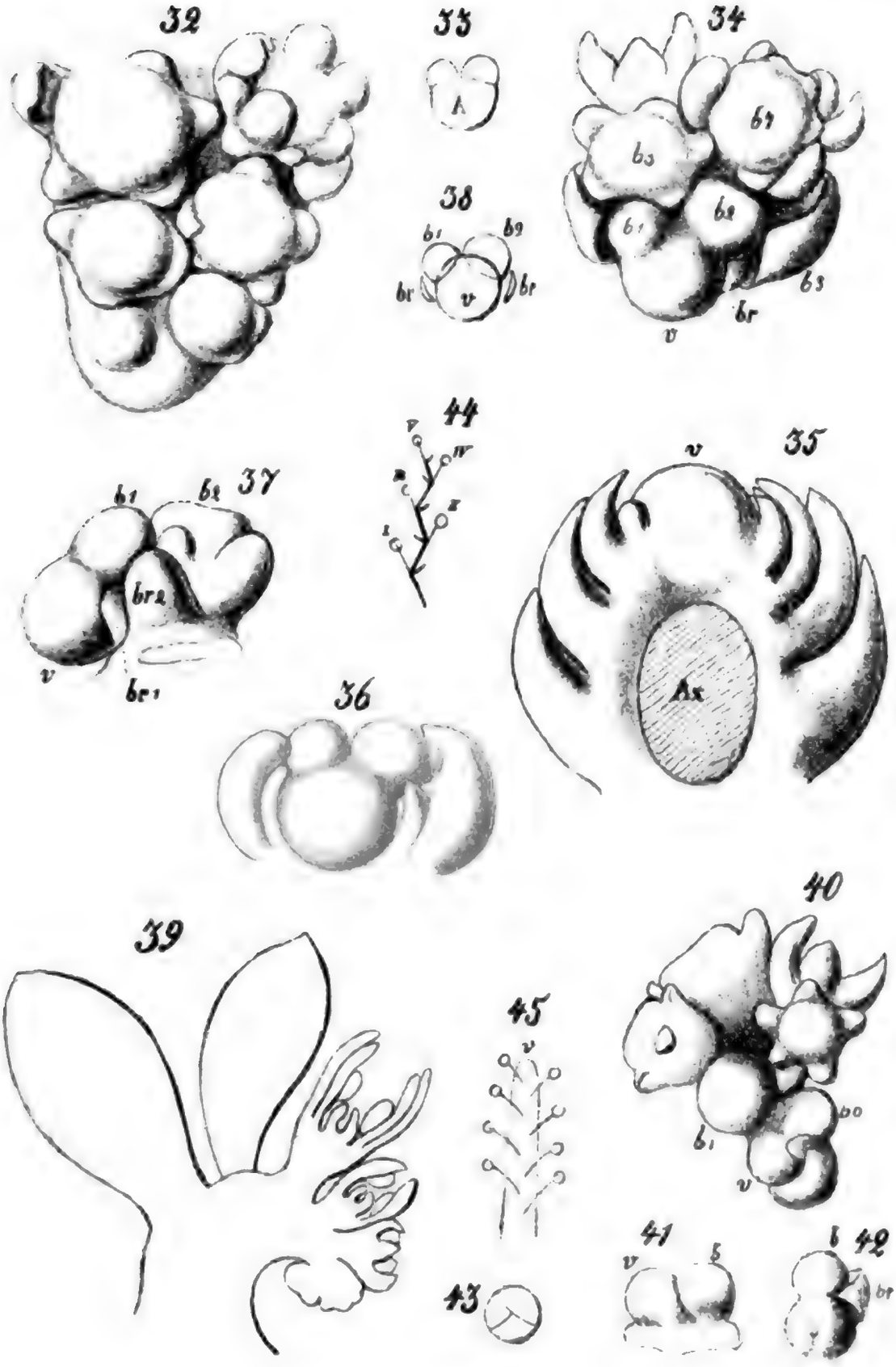
29

31



24

Taf. XII.



Druck u. Anstalt v. C. F. Kaiser Lindenhahe b. Cöln

Digitized by Google

XV.

Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse.

Von

K. Goebel.

(Hierzu Tafel VIII—XII und 1 Holzschnitt.)

Die gesammte, jetzt herrschende Auffassung der Gestaltungsverhältnisse der Pflanzen gründet sich ihrer historischen Entwicklung nach auf zwei Annahmen. Die eine ist die sogenannte Spiraltheorie, die andere, meist minder scharf ausgesprochene, aber doch, wie im Einzelnen gezeigt werden wird, überall zu Grunde liegende ist die der axillären Verzweigung.

Was nun zunächst die Spiraltheorie betrifft, so besteht sie bekanntlich in der Lehre: neue Organe am Pflanzenkörper, respektive am Stamme der Cormophyten, um den es sich fast ausschliesslich handelte, bilden sich in der Reihenfolge, dass eine die successiven Sprossungen verbindende Linie die Hauptachse in einer Schraubenlinie umkreist. So sagt z. B. A. Braun [1]): »Gewöhnlich erscheint die Stellung der Blätter als eine Spirale, und auch die Fälle von nicht spiraliger Blattstellung fallen, von einem tieferen Gesichtspunkte aus betrachtet, in dem allgemeinen Gesetz der spiraligen Blattbildung mit jenen zusammen«. Was hier für Stellung und Entstehung der Blätter gesagt wird, das gilt auch für die Zweige, die ja der zweiten oben erwähnten Annahme zufolge stets als in der Achsel eines Blattes stehend gedacht werden. Schon in dem oben citirten Satze wird also von der Spiralstellung der Blätter auf ein der Spirallinie folgendes Wachsthum überhaupt geschlossen. Von diesem Standpunkte aus konnte dann auch das einzelne Blatt nicht mehr als simultane Bildung betrachtet werden, wie denn auch A. Braun (a. a. O. pag. 154) annimmt, »dass dasselbe von einem Rande zum andern fortschreitend gleich einer Woge aus der Keimebene des Stengels hervortrete«.

Es ist nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, dass der Ausgangspunkt dieser ganzen Theorie die Wahrnehmung war, dass die auf einander

1) A. Braun, Dr. K. Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, Flora 1835, pag. 142.

Digitized by Google

folgenden Blätter eines Stengels je um einen bestimmten Bruchtheil des Stengels seitlich von einander divergiren [1]). Eine die successiven Blätter verbindende Linie muss desshalb auf der Hauptachse eine Schraubenlinie beschreiben, in welcher man den Ausdruck des Wachsthumsverlaufes der Hauptachse sehen zu dürfen glaubte. Da sich nun die auf einer Achse angeordneten successiven Glieder mit constanten Divergenzen immer durch zwei einander ungleichsinnig verlaufende Schraubenlinien verbinden lassen, so konnte man zweifelhaft sein, ob die Natur die Blätter nach dem längeren oder kürzeren Wege der Blattstellung erzeuge [2]). Schimper (a. a. O. pag. 77) war der ersteren Ansicht. Die Möglichkeit, diese Frage überhaupt aufzustellen, zeigt am deutlichsten das Zustandekommen der Theorie: ausgehend von Stellungsverhältnissen an fertigen Organen ging man über zu entwicklungsgeschichtlichen Schlüssen, in der Absicht, jene Stellungsverhältnisse damit als etwas im Wesen der Pflanze Begründetes darzulegen. Es ist eine Erkenntniss der neueren Zeit, dass dies ganze Verfahren nur eine Construction war und seinem ganzen Wesen nach nichts anderes sein konnte. Freilich stiess dasselbe auch vor Anwendung der Entwicklungsgeschichte auf mancherlei Schwierigkeiten. K. Schimper suchte denselben dadurch zu begegnen, dass er annahm, die einzelnen Perioden, innerhalb deren sich die Blattorgane bilden sollen, stellen jeweils natürliche Ganze dar (a. a. O. pag. 81 ff.). Jeder Blattcyklus war gewissermaßen etwas für sich Bestehendes, eine in sich abgeschlossene Manifestation eines Abschnittes im Entwicklungsgang der Hauptachse. Wie die ganze Spiraltheorie, so wurde auch diese Vorstellung bis in die neueste Zeit festgehalten, was namentlich an den Beispielen von Salvinia und Marsilia gezeigt werden soll. Dieselbe sollte namentlich die Thatsache begreiflich machen, dass die Spirale zuweilen von einem zum andern Blattcyklus umsetzt, ferner das Alterniren der Quirle etc. Die Quirle selbst hat schon Schimper in Konsequenz seiner Anschauung über das spiralige Wachsthum der Pflanzen als niedergedrückte Spiralen aufgefasst. Die neueren Morphologen haben diese Vorstellung beibehalten. So sagt Eichler [3]): die Ansicht, dass die Quirle zusammengezogene Spiralen seien, sei haltbar, da zwischen Quirl und Spirale sehr allmähliche Übergänge bestehen. Alle diese Übergänge würden aber nicht im Stande sein, die Vorstellung eines spiraligen Wachsthums auf die Bildung simultaner Quirle anwendbar erscheinen zu lassen. Die ganze Frage hat indess zu dem vorliegenden Thema weniger Beziehung, und sie ist

---

1) Vgl. K. Schimper, Beschreibung des Symphytum Zeyheri. 1835 pag. 52 ff.

2) Vgl. darüber Hofmeister, über die Frage: folgt der Entwicklungsgang beblätterter Stengel dem langen oder dem kurzen Wege der Blattstellung? Bot. Ztg. 1867, pag. 33 ff. Hofmeister hebt hier die entwicklungsgeschichtliche Bedeutungslosigkeit der Spiraltheorie nachdrücklichst hervor.

3) Blütendiagramme (Leipzig, I, 1875, II, 1878), II, pag. XV.

Digitized by Google

überdies, wie ich glaube, einerseits durch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde und andrerseits durch Schwendener's [1]) theoretische Deduktionen gegenstandslos geworden.

Schon Schleiden hatte versucht, die Grundlagen der Theorie anzugreifen, indem er behauptete, dass die von der Spiraltheorie angenommene Regelmäßigkeit in der Blattstellung in den meisten Fällen gar nicht existire, dass vielmehr die Theorie die Blätter oft erst zurecht rücken müsse. In principiellen Gegensatz zu der ganzen Auffassung setzte sich zuerst Hofmeister [2]). Die Thatsachen der Einschaltung neuer Blätter zwischen Glieder eines schon vorhandenen Wirtels, das bei manchen Blüten (z. B. Reseda) beobachtete zweiseitige Fortschreiten der Blattbildung von einer Kante einer Achse und andere Thatsachen führten ihn dazu, die Spiraltheorie für einen Irrthum zu erklären. Dass die Constructionen der Spiraltheorie zunächst nur einen geometrischen Sinn haben, hat Sachs in den verschiedenen Auflagen seines Lehrbuches betont.

Schwendener hat dann nachgewiesen, dass die angebliche Gesetzmäßigkeit der Blattstellung überhaupt nur das Produkt geometrischer Betrachtung, entwicklungsgeschichtlich aber ohne Bedeutung sei (a. a. O. p. 13). Die Spiralen und Divergenzen sind in die Pflanze hineinkonstruirt (a. a. O. pag. 174). Es fällt damit natürlich die ganze Vorstellung von der spiraligen Entwicklung. Es ist hier nicht der Ort, auf Schwendener's mechanische Theorie der Blattstellungen einzugehen, es genügt hervorzuheben, dass durch dieselbe in klarster Weise gezeigt wird, dass die Thatsachen, von denen die Spiraltheorie ausging, nicht zu der Vorstellung über den Entwicklungsgang bei Anlegung seitlicher Sprossungen berechtigte, welche die Spiraltheorie abgeleitet hat. Diese Vorstellung war aber, wie schon erwähnt, ein allen morphologischen Erklärungen zu Grunde liegendes Princip, und es war desshalb von Wichtigkeit hervorzuheben, wie man denn eigentlich zu demselben gelangt ist. Auch die Gebrüder Bravais sprechen von einer spire génératrice. Und Hofmeister, obwohl er die Spiraltheorie ganz im Allgemeinen für einen Irrthum erklärt hatte, stellt dennoch den Satz auf: »Seitenachsen eines Stengels entstehen in aufsteigender Ordnung, sie treten über die Außenfläche des apikalen, stetig in der einmal eingeschlagenen Richtung den Ort verändernden Vegetationspunktes in derjenigen Reihenfolge hervor, welche der Succession der Glieder im Grundwendel des Stellungsverhältnisses der betreffenden Glieder entspricht«. Hat dieser Satz auch wesentlich den Zweck, die normalen, in akropetaler Folge entstandenen Sprossungen von den adventiven zu unterscheiden, so liegt demselben doch eine Vorstellung zu Grunde, die eine direkte Konsequenz der Spiraltheorie ist, die

1) Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

2) Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1867, pag. 481.

Digitized by Google

Vorstellung nämlich, dass die Pflanze auf allen Seiten gleichmäßig Sprossungen trage. Einen solchen Verzweigungsmodus kann man als den radiären bezeichnen, da bei ihm die durch die verschiedenen Radien des Organs bestimmten Seiten keinen Gegensatz in Bezug auf ihre Sprossungen erkennen lassen. Mohl [1]) nannte diesen Fall, »in welchem die Bildungsthätigkeit nur nach zwei entgegengesetzten Richtungen (oben und unten, Wurzel und Spross) einen Gegensatz bildet, nach allen andern Richtungen hin dagegen gleichförmig wirkt«, wobei also zwar ein Gegensatz von oben und unten, nicht aber von vorn und hinten, von rechts und links entsteht, mit E. Meyer [2]) die concentrische Bildungsweise. Diese Bezeichnung, welche mit der oben angewandten identisch ist, hat indess nie allgemeinere Verbreitung erlangt und soll desshalb auch hier nicht wieder eingeführt werden. Nun ist klar, dass es für die Spiraltheorie nur radiäre Organe giebt. In der That zeigen ja auch die Pflanzen, von denen die Spiraltheorie ausging, in den überwiegend meisten Fällen eine radiäre Verzweigung, allein dennoch war es durchaus unberechtigt, von diesen Fällen ausgehend den radiären Typus als den allgemeinen Bauplan aufzustellen, auf den alles Andere durch Annahme von Verwachsungen, Verschiebungen und Verkümmerungen zurückgeführt wurde. Andere Fälle wie die unten zu beschreibenden Algen wurden ganz ignorirt. Schon Schimper hatte indess als Princip aufgestellt (a. a. O. pag. 82): »was jedesmal geschehen, darum ist die Pflanze auch jedesmal selbst zu fragen, sie ist nicht mit andern über einen Leisten zu schlagen und ein Abortus ihr anzudichten um einer andern willen«. Derselben Anschauung folgte Mohl, wenn er in seiner klassischen Abhandlung betonte, dass die radiäre Bildung zwar ein Fall, aber durchaus nicht der allein vorkommende sei. »Wenn dagegen, sagt er a. a. O. pag. 12, die Bildungsthätigkeit des organischen Körpers nicht nur an den beiden Enden der Längsachse einen organischen Gegensatz hervorruft, sondern wenn sich auch in einer mit der ersten sich rechtwinklig kreuzenden Richtung ein zweiter Gegensatz ausspricht, so entsteht eine vordere und eine hintere von einander verschiedene Seite, und eben damit eine rechte und eine linke einander genau entsprechende Hälfte, wesshalb diese Bildung mit dem Ausdruck der symmetrischen bezeichnet wird [3]). Die Spiraltheorie musste der Natur der Sache nach die Symmetrieverhältnisse vernachlässigen, wie dies Sachs [4]) betont hat. Außer den von Mohl aufgestellten Kategorien giebt es nun noch eine andere Form, die zwar in manchen Fällen nur eine Modifikation der symmetrischen, oder

1) Mohl, Über die Symmetrie der Pflanzen, Dissertation von 1836 u. Verm. Schriften p. 12—28.

2) Linnaea T. VII, p. 419.

3) Über nähere Bezeichnung der Symmetrieverhältnisse s. Sachs' Lehrbuch IV. Aufl. pag. 208 ff.

4) a. a. O. pag. 195 und Geschichte der Botanik pag. 179 u. 180.

Digitized by Google

allgemeiner gefasst bilateralen — worunter mit Sachs diejenige Bildung zu verstehen ist, bei der rechts und links von einem axilen Längsschnitte des Gliedes ganz ähnliche Wachsthumsvorgänge stattfinden, ohne dass beide Hälften sich wie Spiegelglieder gegenüber liegen — sind, dies indess keineswegs immer zu sein brauchen. Es sind dies die dorsiventralen Pflanzentheile. Als dorsiventrale Pflanzentheile hat Sachs[1]) solche bezeichnet, die zwei verschieden organisirte Seiten haben. Im Folgenden wird diese Bezeichnung in etwas anderem Sinne angewandt werden. Es handelt sich hier nicht um die Verschiedenheit der Organisation, sondern um die Verschiedenheit in der Ausstattung mit seitlichen Sprossungen auf Bauch- und Rückenseite eines Pflanzentheiles. Diese Verschiedenheit kann sich entweder darin äußern, dass Bauch- und Rückenseite differente Sprossungen tragen, oder darin, dass überhaupt nur eine dieser Seiten seitliche Sprossungen producirt; in beiden Fällen unterscheiden sich solche Pflanzentheile scharf von den radiär verzweigten, die oben charakterisirt wurden. Es erscheint angemessen, Bauch- und Rückenseite eines Organes nicht so abzumessen, dass dieselben durch eine Ebene getrennt sind, sondern die Seitenflächen eines Organes noch besonders zu bezeichnen und zwar als Flanken, derart dass man sich einen cylindrischen Pflanzentheil, z. B. in einen oberen Rückenquadranten, in einen rechten und linken Seitenquadranten, welche die Flanken bilden, und einen bauchsichtigen Quadranten eingetheilt denken kann. Dass alle diese Theile sich an der Pflanze nicht scharf gegen einander abgrenzen, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, doch kann bei der Untersuchung kaum irgendwo ein Zweifel darüber bestehen, ob man ein Seitenorgan als rücken-, flanken- oder bauchständig zu bezeichnen habe. Die Flanken dorsiventraler Organe verhalten sich in Bezug auf ihre Ausstattung mit Sprossungen meist gleich, während Bauch- und Rückenseite, wie dies schon im Worte liegt, verschieden sind. Als Bauchseite bezeichnete ich im Folgenden die dem Substrate zugewendete, bei den unten zu beschreibenden Inflorescenzen die der Hauptachse zugewandte.

Dass die dorsiventralen Organe nicht mit den bilateralen zusammenfallen, wurde schon oben erwähnt und ist hier mit einigen Beispielen zu belegen. Ein bilaterales Organ ist z. B. ein Spross mit zweizeiliger Blattstellung, dorsiventral aber ist er nicht, denn er hat nicht zwei sich different verhaltende Seiten, sondern je zwei einander gegenüberliegende gleichartige. Andrerseits ist z. B. die dorsiventrale Inflorescenz von Vicia Cracca (s. u. Fig. 19 u. 20) nicht bilateral, die Blüthen stehen, wie gezeigt werden wird, in Parastichen auf der Bauchseite der Inflorescenzachse, woraus sich das Gesagte von selbst ergibt. In den meisten Fällen allerdings sind dorsiventrale Pflanzen und Pflanzentheile auch bilateral, so z. B. Herpo-

1) Arbeiten des Bot. Inst. zu Würzburg, II. Bd. pag. 227.

Digitized by Google

siphonia und Polyzonia, Lemna, die Inflorescenzen von Urtica, Dorstenia, den Boragineen, Klugia etc.

Die einfachsten Fälle dorsiventraler Verzweigung finden sich bei den Algen. Dieselben mögen desshalb hier vorangestellt werden, schon aus dem Grunde, weil, wie Mohl sagt (a. a. O. pag. 13), »eine richtige Ansicht über die Pflanzen, bei welchen Stengel und Blatt getrennt sind, nur durch eine Vergleichung derselben mit der Bildung des Thallus bei den niedern Pflanzen erlangt werden kann«. Die dorsiventralen Algen sind meist solche, die als »kriechend« bezeichnet werden.

Myrionema vulgare Thur. bildet auf anderen Algen, Seegräsern etc. Polster. Dieselben sind aus radialen Zellreihen gebildet, die eine einer Coleochaetescheibe ähnliche Ausbreitung bilden. Jede dieser Zellreihen trägt auf ihrem Rücken in akropetaler Folge Seitenachsen, die einem Ectocarpusfaden gleichen, auf der Bauchseite Wurzeln, während jede der die Scheibe zusammensetzenden Zellreihen sich dadurch verzweigt, dass sich die Endzelle verbreitert und in zwei neue Scheitelzellen theilt. Es ist dies der einfachste Fall dorsiventraler Verzweigung; die Hauptachse trägt auf der Bauchseite Wurzeln, auf der Rückenseite Sprosse, von denen man zweifelhaft sein kann, wie man sie bezeichnen soll, und verzweigt sich in der Dorsiventralitätsebene (die Rücken- und Bauchseite trennt).

Ganz ähnlich verhält sich Myriotrichia clavaeformis. Auch diese Phaeosporee besitzt einen namentlich in dem Rindenfilz der Mesogloeen kriechenden Hauptstamm, der aus einer einfachen Zellreihe besteht. Die Sprosse, die er auf seiner Rückenseite trägt, sind viel mehr differenzirt, sie bilden durch Längstheilung ihrer Gliederzellen ein Gewebe und sind sehr reichlich, und zwar radiär verzweigt.

Caulerpa prolifera[1]) weicht im Grunde von den genannten Beispielen nur wenig ab. Diese einzellige oder nach Sachs[2]) als nicht cellulär zu bezeichnende Alge besitzt einen kriechenden, fadenförmig cylindrischen Stamm. Auf der Bauchseite desselben stehen die Wurzelbüschel, die ihrerseits radiär verzweigt sind. Auf der Rückenseite befinden sich die grünen, blattartigen Gebilde, mit den bekannten Prolifikationen. Seitenzweige fanden sich an den von mir untersuchten Exemplaren (gesammelt im Juni an der Insel Nisida, im Oktober im Hafen von Ajaccio) nur wenige am Stämmchen. Sie waren stets so orientirt, dass sie auf den Flanken der Hauptachse standen, mit der Blatt- und Wurzelseite also einen Winkel von 90° bildeten. Die Stellungsverhältnisse sind also folgende: auf der Rückenseite eine Reihe von Blättern, auf beiden Flanken je eine Reihe von Zweigen, auf der Bauchseite eine Reihe Wurzeln.

Ganz analoge Stellungsverhältnisse finden sich bei der kleinen Poly-

---

1) Vgl. Naegeli in Zeitschr. für wissensch. Botanik.

2) Sachs in phys. med. Ges. zu Würzburg, 23. Novbr. 1878.

Digitized by Google

siphonienform, die Naegeli[1]) zuerst beschrieben und Herposiphonia genannt hat. Diese im Golf von Neapel nicht seltene Alge besitzt ein kriechendes Stämmchen, das durch Haftwurzeln an der Unterlage befestigt ist (Fig. 1). Auf der Rückenseite stehen Ästchen begrenzten Wachsthums, die Naegeli als Blätter bezeichnet[2]), eine Bezeichnung, die im Folgenden beibehalten werden soll, umsomehr, da unten in Polyzonia jungermannioïdes eine Form geschildert werden wird, bei der die entsprechenden Sprossungen ganz blattähnlich ausgebildet sind. Der Vegetationspunkt eines Herposiphoniastammes ist aufrecht und etwas eingerollt, eine Erscheinung, die in noch viel höherem Grade bei andern dorsiventralen Vegetationspunkten wiederkehrt. Bezüglich der Einzelnheiten des Zellenaufbaues ist auf Naegeli's citirte Abhandlung zu verweisen, und hier nur so viel nach eigenen Untersuchungen anzuführen, als zu der Schilderung der Symmetrieverhältnisse nothwendig ist. Das Stämmchen besteht, wie bei allen Polysiphonien, aus einem centralen Zellstrang und 8—9 Rindenzellen. Die Spitze des Vegetationspunktes nimmt die Scheitelzelle ein (*v* Fig. 1), von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden, welche die Form niederer Cylinderscheiben, bei stark eingekrümmtem Vegetationspunkt von schräg abgestutzten haben. (Es mag hier bemerkt werden, dass für diese und wohl auch andere Polysiphonienformen die Regel der Volumgleichheit der Tochterzellen bei der Theilung für die Segmentation der Scheitelzelle nicht gilt, das Segment ist bedeutend kleiner als die Scheitelzelle zweiten Grades.) Aus diesen Segmenten entstehen, ehe noch weitere Theilungen in denselben auftreten, die Blätter, meist schon mit dem zweitjüngsten Segmente beginnend. Auf der Rückenseite der Stämmchen wölbt sich die Segmentzelle entweder nach rechts oder nach links hervor. Die so gebildete Papille wird durch eine Wand abgegliedert, die gegen die Spitze des Stämmchens hin geneigt ist (s. b_2 Fig. 1) und sich an die vordere Segmentwand und die Rückenseite der Außenwand desselben ansetzt. Die so abgetrennte Papille ist die Scheitelzelle des Blattes. Sie nimmt bei ihrem Entstehen einen so beträchtlichen Raum auf der Rückenseite des Stämmchens ein, dass von derselben nur wenig frei bleibt. Gehen wir von einem Segment aus, das nach rechts oben eine Blattscheitelzelle gebildet hat, so erscheint die letztere am nächsten blattbildenden Segmente nach links oben. Die Blätter werden also in zwei Reihen, abwechselnd nach rechts und nach links auf der Rückenseite des Stämmchens angelegt (vgl. das Schema in Fig. 2). Daraus, dass wie erwähnt jede Blattpapille bei ihrem Entstehen einen beträchtlichen Theil der Rückenfläche des Stämmchens occupirt, ergibt sich, dass die Divergenz beider Blattreihen eine

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Botanik, pag. 238 ff.

2) Später hat Naegeli (Pflanzenphysiologische Unters. 1. Heft pag. 65) »alle begrenzten Organe der niederen Gewächse bis aufwärts zu den Moosen« als Zweige bezeichnet.

Digitized by Google

sehr unbeträchtliche ist, sie beträgt später höchstens die Breite einer der Rindenzellen, also etwa $^1/_9$ des Stammumfangs, ist gewöhnlich aber noch viel unbeträchtlicher. Die beiden Reihen erscheinen so häufig als eine, namentlich an älteren Theilen, an denen sich die Blätter vollständig aufgerichtet haben. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blättern befinden sich meist 4 Stammsegmente [1]. Das Wachsthum des jungen Blattes unterscheidet sich anfangs nur wenig von dem des Hauptstammes, höchstens dadurch, dass eine ziemliche Anzahl von Querwänden gebildet wird, ehe die Gewebedifferenzirung eintritt. Es ist von Anfang an aufwärts gerichtet, sein Vegetationspunkt ebenfalls eingekrümmt, der Spitze des Stämmchens zu. Durch pseudodichotome Theilung der Scheitelzelle wird die Anlage zu einem Seitenzweig des Blattes gebildet, der der Kürze halber der primäre Seitenzweig heißen möge (*p* Fig. 1). Ist dieser angelegt, so findet in den von nun an gebildeten Segmenten keine weitere Gewebedifferenzirung statt, wir haben es jetzt nur noch mit Zellreihen zu thun. Es bildet sich jetzt nämlich der Strahlenkranz, welchen das Blatt trägt. Die Entwicklung desselben ist hier nur desshalb bemerkenswerth, weil auch bei seiner Anlage die Dorsiventralität sich geltend macht. Die Entwicklung des Blattvegetationspunktes eilt derjenigen des primären Seitenzweiges voraus. Es bildet sich eine Zellreihe, an welcher die ebenfalls aus einfachen Zellreihen bestehenden Seitenstrahlen des Haarkranzes in akropetaler Folge entstehen. Die Anlage derselben ist ganz analog der Anlage der Blätter am Hauptstamme. Jedes Segment trägt hier eine Auszweigung, abwechslungsweise nach rechts und nach links. Die Anlage derselben erfolgt wieder auf der (späteren) Oberseite, ist also eine dorsiventrale. Ganz analog ist die Weiterverzweigung der Haare. Eigenthümlich ist, dass der Grad der Aufrichtung des Strahlenkranzes aus der nach vorne eingekrümmten Lage zusammenfällt mit dem Maaße, in welchem der primäre Seitenzweig die Hauptachse des Blattes in der Entwicklung einholt. Sind beide annähernd gleich geworden, so ist sozusagen auch das Gleichgewicht des ganzen vom Blatte getragenen Sprosssystems hergestellt, es steht jetzt senkrecht auf dem kriechenden Stämmchen und der Strahlenkranz breitet sich aus. Dabei kommt selbstverständlich die in der eingekrümmten Lage nach unten gewendete Rückenseite des einen Theiles des Strahlensystems jetzt nach oben, indem derselbe sich zurückschlägt.

Die Entstehung der Seitenäste habe ich in Bezug auf Stellung und Entstehung von den Angaben Naegeli's abweichend gefunden. Naegeli ließ die primäre Zelle des Astes hervorgehen durch das Auswachsen einer Zelle der axilen Zellreihe, sie musste dann natürlich die Rindenzellen

---

1) b_2 in Fig. 1 ist irrthümlich als Blattanlage ge- und bezeichnet. An seiner Stelle müsste vielmehr eine Astanlage stehen, über deren Entstehung das Folgende zu vergleichen ist.

Digitized by Google

durchbrechen. Dass dies bei anderen Polysiphonien nicht der Fall ist, wurde schon mehrfach angegeben, so von P. Magnus[1]). Auch bei Herposiphonia entsteht der Ast exogen, durch Auswachsen einer an der Oberfläche der Achse gelegenen Zelle. Es geschieht dies noch vor der definitiven Gewebedifferenzirung in einem Segmente, jedoch ist dieselbe schon eingeleitet durch Auftreten von Längswänden in dem konvexen Theile desselben. Die Anlage eines Astes unterscheidet sich dadurch von der eines Blattes, dass die Hervorwölbung, welche zur Bildung der Scheitelzelle des Astes führt, auf der Flanke und nicht auf der Rückenseite erfolgt. Die Wand, welche die Papille abtrennt, setzt sich der Stirn- und der Seitenwand des Segmentes an, sie ist gegen die Achse des Stämmchens konvex gewölbt. Der Entstehungsort eines Astes steht zu dem eines Blattes immer in enger Beziehung. Ein Ast geht immer aus einem Stammsegmente hervor, welches einem blatttragenden Segmente unmittelbar angrenzt. Es erzeugen indess nicht alle einem Blatte angrenzenden Stammsegmente Äste, eine bestimmte Regelmäßigkeit in dieser Beziehung habe ich nicht finden können. Das Verhältniss zwischen Blatt und Ast lässt sich hier immerhin dem vergleichen, welches bei höheren Pflanzen zwischen Blatt und Axillarknospe stattfindet, von eigentlich axillärer Stellung ist indess bei Herposiphonia nicht die Rede. Die Anlegung eines Astes erfolgt dem Gesagten zufolge später als die des zugehörigen Blattes, dasselbe besteht, wenn die Astanlage sichtbar wird, zum mindesten schon aus einer Längsreihe von Zellen. Auch schreitet die Entwicklung des Astes viel langsamer fort, als die des Blattes. Das alte Blatt fällt ab, das Stämmchen stirbt von hinten her ab, wodurch sich die Zweige als selbständige Pflanzen isoliren können. Blatt und Ast stehen nach dem Obigen ursprünglich sehr nahe bei einander. An älteren Theilen sind sie weiter von einander entfernt[2]), da das Stammsegment, an dessen stirnsichtiger Seite der Ast steht, indessen in die Länge gewachsen ist. Ich erwähne dies Verhältnis hier nur desshalb, weil man bei Phanerogamen, wenn die Achselknospe sich im fertigen Zustand höher am Hauptspross inserirt findet, als das zugehörige Deckblatt, zu sagen pflegt, der Achselspross sei am Hauptstamm »hinaufgewachsen«. In Wirklichkeit ist in vielen dieser Fälle z. B. den Einzelinflorescenzen von Cynoglossum officinale das Verhältnis wie bei Herposiphonia, so, dass das zwischen Achselspross und Deckblatt gelegene Stück der Hauptachse sich verlängert hat. — Die Äste von Herposiphonia stehen also auf den beiden Flanken des Hauptstämmchens. Ihre Wachsthumsrichtung bildet mit der der Blätter einen Winkel von 90°. Im Übrigen verhalten sich die Seitenäste den Hauptstämmchen entsprechend, auch ihr Vegetationspunkt ist einge-

1) Sitzungsber. der Berl. naturf. Fr. Novbr. 1871, abgedruckt in Bot. Zeitung 1872 pag. 252 ff.

2) Ganz dasselbe Verhältnis findet sich nach Strasburger bei der unten zu erwähnenden Gattung Azolla.

krümmt, natürlich in einer von der des Hauptstämmchens divergirenden Ebene.

Während also die Rückenseite Blätter, die Flanken Sprosse tragen, finden sich auf der Bauchseite Wurzeln: einzellige Schläuche, aus dem vordersten Theile einer bauchständigen Rindenzelle entspringend. Ihr unteres Ende breitet sich häufig zur Haftscheibe aus.

Einige andere Polysiphonien verhalten sich durchaus ähnlich. So z. B. Polysiphonia reptabunda. Die Blätter stehen auch hier auf der Oberseite, ihre Anordnung in zwei Reihen tritt an dem dickeren Hauptstämmchen deutlicher hervor, als bei der eben beschriebenen Form. Die Anordnung der Zweige ist dieselbe, die Wurzeln stehen in mehreren Reihen auf der Bauchseite, der Vegetationspunkt des Stämmchens ist hier nicht eingekrümmt.

Die beschriebenen Formen sind unstreitig als dorsiventrale zu bezeichnen. Es gibt aber auch radiäre Polysiphonien, und zwar verhält sich so die Mehrzahl, wenigstens alle aufrechten, nicht kriechenden Achsen. Nageli, auf dessen Forschungen unsere Kenntnisse über den Aufbau der Meeresalgen ja durchgehends beruhen, hat für eine Reihe von Formen nachgewiesen[1]), dass den Blättern derselben constante Divergenzen: $^1/_4$, $^1/_5$, $^1/_6$ . . . . $^3/_{13}$, $^7/_{30}$ etc. zukommen, mit andern Worten, dieselben sind radiär verzweigt. Es erhebt sich nun die Frage, ob die dorsiventralen Polysiphonien sich auf den radiären Typus zurückführen lassen? In Anwendung der Spiraltheorie müsste man bei Herposiphonia, deren Blätter die Divergenz etwa $^1/_9$ zeigen, entweder annehmen, die andern 7 Blattreihen seien abortirt, oder die Stellung der Blätter sei durch Verschiebung aus ursprünglich zweireihiger Stellung entstanden. Die letztere Annahme wird durch die Entwicklungsgeschichte sofort widerlegt, das Widersinnige der ersten leuchtet ein. Der dorsiventrale Typus besteht neben und unabhängig von dem radiären innerhalb derselben Gattung, wie er unabhängig von demselben schon bei den oben erwähnten Algenformen, bei denen doch niemand daran denken wird, sie auf den radiären Typus zurückzuführen, aufgetreten ist. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass es Polysiphonienspecies gibt, die neben radiär verzweigten aufrechten Trieben dorsiventrale Sprosse haben. Die letzteren werden aber nicht dorsiventral verzweigt, weil sie auf dem Substrate kriechen, sondern umgekehrt, sie kriechen, weil sie der Anlage nach und von Anfang an dorsiventral sind.

Bei einer andern, den Polysiphonien zugehörigen Form treten die geschilderten Verhältnisse in etwas anderer Modifikation auf. Es ist dies die von Hering und Martens[2]) zuerst als Amansia jungermannioïdes beschriebene

1) a. a. O. »Polysiphonia« pag. 207 ff.

2) Regensburger Flora 1836 pag. 481 ff.

Digitized by Google

Polyzonia jungermannioïdes[1]). Den Beinamen jungermannioïdes führt diese zierliche Alge (meine Exemplare hatten eine Länge von 2—4 cm, die Blättchen haben etwa 1 mm Breitendurchmesser) mit Recht, sie gleicht einer kleinen Jungermannia auffallend. Der Vegetationspunkt ist nicht wie der von Herposiphonia nur eingekrümmt, sondern eingerollt, bei kräftigen Exemplaren (vgl. Fig. 5) etwa zweimal. Der Aufbau des Stammes aus einer axilen Zellreihe und einer Anzahl von Rindenzellen (auch hier gewöhnlich neun) entspricht dem von Herposiphonia, ebenso die Segmentation der Scheitelzelle. Auch das erste Stadium der Blattentwicklung ist ein analoges. Auf der Rückenseite des Stämmchens wölbt sich eine Segmentzelle, das einemal nach rechts, das andremal nach links hervor, und diese Hervorwölbung wird durch eine gegen die Bauchseite des Stämmchens hin geneigte Wand abgeschnitten. Die so entstandene Zelle ist die Mutterzelle eines Blattes. Zwischen je zwei blattbildenden Stammsegmenten liegt ursprünglich ein steriles. Da die Blätter hier deutlich in zwei Reihen geordnet sind, so ergibt sich daraus, dass zwischen je zwei Blättern auf einer Seite drei Stammsegmente liegen. Dass die Blätter hier deutlich zwei Reihen bilden, hängt damit zusammen, dass sie einen relativ kleineren Raum auf der Rückenseite des Stämmchens einnehmen, als die von Herposiphonia. Die beiden Blattreihen auf der Rückenseite sind später getrennt durch die Breite einer Rindenzelle des Stämmchens, ihre Divergenz somit $= 1/9$. Die Blätter von Herposiphonia sind in ihren Jugendstadien cylindrisch. Nicht so die von Polyzonia. Dieselben erfahren zwar zunächst wie die von Herposiphonia Theilungen durch Antiklinen, allein sie zeigen schon jetzt eine Entwicklung in die Fläche, und dem entsprechend treten auch nur Theilungen senkrecht auf diese Fläche auf. Dabei ist das junge Blatt von Anfang an so gestellt, dass sein hinterer Rand weiter innen auf der Rückenseite des Stämmchens steht, als der vordere, die Fläche des Blattes steht also nicht parallel der Längsachse des Stämmchens, sondern bildet mit derselben einen nach vorne offenen, spitzen Winkel. Bei dichter Blattstellung deckt in Folge dessen die Hinterwand eines Blattes den Vorderrand des nächst älteren Blattes. Zugleich ist das Blatt mit seiner Vorderseite tiefer am Stämmchen inserirt, als mit seiner Hinterseite, was ja ebenfalls an die bei manchen Jungermannieen vorkommende schiefe Blattinsertion erinnert. — Von den Zelltheilungsverhältnissen im Blatte mag hier nur Weniges angeführt werden. Durch die erste Querwand (Antikline) wird die Basalzelle des Blattes von der obern Zelle abgetrennt, in ersterer treten keine Antiklinen mehr auf. Letztere dagegen erfährt zunächst eine Fächerung durch Antiklinen, dann tritt von unten nach oben fortschreitend

1) Ich verdanke diese interessante Alge, in Exemplaren aus dem rothen Meer und dem indischen Ocean, der Freundlichkeit des Herrn Direktor Dr. v. Zeller in Stuttgart. Weitere Synonyme derselben sind: Leveillea jungerm. Harv., Amansia Schimperi Decsne, Leveillea Schimperi Decsne.

Digitized by Google

eine Perikline auf, welche das Blatt zunächst symmetrisch theilt. Allein diese Symmetrie wird bald aufgehoben, indem die vordere (zugleich tiefer inserirte) Hälfte des Blattes stärker wächst, als die hintere. In letzterer sind am erwachsenen Blatte nicht nur die Zellen kleiner als in der vorderen Hälfte, es tritt dem geringeren Wachsthume entsprechend in dieser Hälfte auch eine geringere Anzahl von Periklinen auf. Das weitere Wachsthum des Blattes ist nämlich begleitet von dem Auftreten eines fast schematisch-regelmäßigen Systemes von Anti- und Periklinen. Nur in der apikalen Zelle treten keine Periklinen auf. Der Gipfel des Blattes ist von Anfang an von dem Vegetationspunkt des Stammes weg und nach der Mitte der Rückenseite des Stämmchens zu gekrümmt. Aus der apikalen Zelle entwickelt sich nun in derselben Weise wie bei Herposiphonia ein Haarkranz (man vergl. das treffliche Habitusbild in der Flora a. a. O.). An Herbarexemplaren fehlt derselbe ältern Blättern meist, sei es nun, dass dieselben ihn abwerfen, oder dass er bei der Präparation etc. abgerissen wurde. Es ergibt sich aus dem Gesagten, dass Polyzonia einschichtige, asymmetrische Blätter besitzt, deren Fläche dem Gewebekörper des Blattes von Herposiphonia entspricht. Die Asymmetrie des Polyzoniablattes ist leicht erkenntlich durch den Mittelnerv desselben: eine Reihe gestreckter, rechteckiger Zellen, die sich von den übrigen des Blattes auffällig unterscheiden.

Die Äste des Hauptstämmchens stehen auch hier in bestimmter Beziehung zu den Blättern. Sie entspringen nämlich da, wo der vordere Rand des Blattes am Stämmchen inserirt ist. Welche Zelle es ist, die dem Aste den Ursprung giebt, habe ich an dem mir zu Gebote stehenden aufgeweichten Material nicht mit Sicherheit feststellen können. Dreierlei Möglichkeiten liegen vor: entweder entsteht der Ast aus einer Rindenzelle des dem Blatte angrenzenden Stammsegmentes oder aus der Innenzelle desselben, wie Naegeli früher für die Polysiphonien angenommen hatte, oder endlich, was mir das Wahrscheinlichste ist, aus einer an der Basis des Blattes selbst gelegenen Zelle [1]). Wie dem nun sei, so viel ist sicher, dass die Äste hier auf der Rückenseite des Stammes stehen. Später ändert sich dies Verhältnis etwas, sie kommen auf eine sich an das Blatt ansetzende häutige Ausbreitung der Stammoberfläche zu stehen und erscheinen so mehr auf die Flanke gerückt. In Form und Wachsthum gleichen die Äste dem Hauptstamm, falls nicht Sporenbildung in ihnen auftritt, wobei sie blasig aufgetrieben erscheinen und die Bildung der Blätter an der betreffenden Stelle unterbleibt. — Die Wurzeln stehen auch hier auf der Bauchseite des Stämmchens, sie werden wie bei Herposiphonia erst angelegt, nachdem die Gewebedifferenzirung im Stämmchen schon

1) Vergl. analoge Fälle bei Kny, über Axillarknospen bei Florideen, Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1878.

Digitized by Google

vollzogen ist. Sie sind hier aber keine einfachen Zellen, sondern Zellstränge, an deren Bildung sich gewöhnlich zwei Zellen der Bauchseite betheiligen (s. Fig. 3). Die zwei sich gemeinschaftlich hervorwölbenden Zellpapillen theilen sich durch eine Anzahl von Längswänden. Die Bildung der Haftscheibe und andere Einzelnheiten mögen hier übergangen werden.

Dass Polyzonia jungermannioïdes eine dorsiventrale Alge ist, geht aus dem Gesagten zur Genüge hervor. Die Rückenseite trägt Blätter und Seitenäste, die Bauchseite Wurzeln. Die Blätter sind zwar einzeln für sich asymmetrisch, aber die Asymmetrie derselben steht in ganz bestimmter Beziehung zur Symmetrie der ganzen Pflanze. Immer ist es ja die vordere, etwas tiefer stehende Blatthälfte jeder Blattseite, welche die größere ist, die ganze Pflanze ist also symmetrisch trotz dieser Asymmetrie der Blatthälften. Nicht alle Blätter haben an ihrer Vorderkante einen Seitenspross, eine bestimmte Regelmäßigkeit war hier wie bei Herposiphonia in dieser Beziehung nicht zu constatiren.

Polyzonia australis, die ich ebenfalls untersuchen konnte, hat einen wesentlich andern Aufbau, als P. jungermannioïdes. In Bezug auf die Dorsiventralität scheinen indess dieselben Verhältnisse obzuwalten. — Von andern Florideen, namentlich kriechenden Callithamnien wäre wohl Analoges zu berichten, die über dieselben vorliegenden Angaben beziehen sich indess fast ausschließlich auf den Zellenaufbau. Daran mag hier noch erinnert werden, dass Plocamium coccineum z. B. seinen eigenthümlichen Habitus dem Umstande verdankt, dass die Seitenäste nur auf ihrer dem Hauptstamme zugekehrten Seite Sprossungen tragen. Eine viel weitergehende Analogie mit den oben beschriebenen Fällen zeigen indess die Rhizokarpeen.

Azolla vor Allem schließt sich in Bezug auf die Anordnung ihrer Organe direkt an Herposiphonia an[1]). Der Vegetationskegel ist auch hier stark aufwärts gekrümmt (Strasburger a. a. O. pag. 16), so dass die Scheitelzelle mit ihrer Bauchseite fast horizontal steht. Die Blätter stehen wie bei Herposiphonia alternirend in zwei geraden, einander auf der Rückenfläche des Stammes genäherten Reihen (s. Fig. 1, Taf. I a. a. O.). Die Seitenknospen entstehen aus demselben Segment des Stammes wie die Blätter, sie werden später angelegt und stehen auf den Flanken des Stammes. Die Wurzeln endlich stehen, wie zu erwarten ist, auf der Bauchseite. Wie Strasburger hervorhebt, wäre es nicht gerechtfertigt, die Seitenknospen Achselknospen zu nennen, wie sie ja auch bei Herposiphonia und Polyzonia de facto nicht in der Achsel des Blattes stehen. Überblickt man die obigen Fälle, so tritt schon jetzt ein Verhältnis hervor, welches sich auch bei anderen, unten zu beschreibenden Fällen deutlich ausprägt, dass nämlich an dorsiventralen Organen Blatt und Spross in

1) Strasburger, Über Azolla, Jena 1873.

Digitized by Google

engerer Beziehung zur Gesammtsymmetrie des ganzen Pflanzentheils, als zu einander stehen. Ein Überblick über die Wuchsverhältnisse anderer Rhizokarpeen wird dasselbe lehren.

Für Marsilia zeigt es schon der bloße Augenschein, und Hanstein[1]) hat es entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, dass die Blätter in zwei Reihen auf der Rückenseite, die Wurzeln in zwei Reihen auf der Bauchseite stehen. Die Seitenäste stehen nach Hanstein an dem unteren Rande der Achsel der Blätter, also ganz ähnlich wie bei Azolla etc. auf den Flanken des Stammes. Die Divergenz der Blätter auf der Rückenseite des Stammes beträgt $^1/_3$ des Achsenumfanges.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Salvinia. Dem Anscheine nach sind dieselben denen von Marsilia ganz analog, nur dass sich statt der Wurzeln hier die Wasserblätter finden. Pringsheim[2]) hat indess gezeigt, dass die Blätter nicht in 2, sondern in 4 Längszeilen auf der Rückenseite des Stammes angelegt werden. Je zwei Luftblätter und ein Wasserblatt gehören nämlich ihrer Entstehung nach zusammen, da sie aus demselben Stammknoten entstehen. Die beiden Luftblätter stehen an der Rückenseite der Hauptachse und haben von einander einen Abstand von $^1/_5$ des Stammumfangs, ebenso das äußere Luftblatt von dem benachbarten Wasserblatte, welches auf der Bauchseite steht. Die Seitenknospen stehen nach Pringsheim (a. a. O. pag. 508) in dem Raume zwischen Wasserblatt und äußerem Luftblatt, mithin auf den Flanken des Stämmchens. Die erste Anlage derselben ist noch nicht aufgeklärt, Pringsheim möchte sie für Adventivknospen des Wasserblattes halten. Schon die Analogie mit Azolla macht dies, wie bereits Strasburger hervorgehoben hat, unwahrscheinlich, dieselbe spricht vielmehr für die Entstehung der Seitenknospe aus einem Stammsegmente. So viel ist jedenfalls sicher, dass die Seitenknospen auch hier auf den Flanken stehen, die Stellungsverhältnisse also ganz analoge sind, wie in den oben beschriebenen Fällen. Aus den Stellungsverhältnissen der Blätter schließt nun Pringsheim (a. a. O. pag. 504), »dass der Blattstellung von Salvinia alternirende Quirle mit $^1/_5$ oder $^2/_5$ Divergenz zu Grunde liegen möchten, in welchen jedoch jedesmal nur drei bestimmte Glieder — ein Wasserblatt und zwei Luftblätter — auftreten, die andern aber unterdrückt sind«. Zunächst ist nun zu constatiren, dass diese »unterdrückten Glieder« auch nicht andeutungsweise in rudimentärem Zustande erkennbar sind. Dies würde indess natürlich nicht verhindern, sie dennoch als theoretisch vorhanden, bei der vorliegenden Species aber als spurlos unterdrückt zu betrachten. Dann müsste man annehmen, dass die Vorfahren der heutigen Salvinia diese unterdrückten Blätter gehabt hätten. Eine solche Annahme wäre aber nur dann zulässig, wenn man die radiäre Verzweigung überhaupt als das

1) Hanstein, Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Pringsheim's Jahrb. IV, 1865.

2) Pringsheim, Zur Morphologie der Salvinia natans in Jahrb. III, 1863.

Digitized by Google

Ursprüngliche und Typische betrachtet. Und dies ist denn auch der Grund der Pringsheim'schen Anschauung. Zunächst nämlich muss man, um dieselbe zu begründen, jeden Blattquirl nach der von K. Schimper begründeten Anschauung als etwas für sich Abgeschlossenes betrachten; so sagt Schimper nach A. Braun (a. a. O. pag. 161): »was man Quirle nennt, sind abgesetzte, in sich geschlossene Blattstellungscyklen«. Es wurde oben hervorgehoben, dass diese Ansicht eine unnatürliche, von den Begründern der Spiraltheorie nur als Nothbehelf, um die letztere als allgemeines Princip erscheinen zu lassen, acceptirte ist. Gerade Salvinia ist vielmehr eines der schönsten Beispiele dafür, dass, wie die Anordnung der Zellen in einem Vegetationspunkt sich dem Gesammtwachsthume des letzteren, so auch die Anordnung seitlicher Organe sich der Gesammtsymmetrie des Pflanzenkörpers, dem sie angehören, sich unterordnet. Dass die zu zwei symmetrischen Luftblätterreihen gehörigen Blätter ungleichzeitig entstehen, ist für die Gesammtsymmetrie ganz gleichgiltig, da dieselbe durch die am nächsten blattbildenden Knoten auftretenden Blätter sofort wieder hergestellt wird. Auch an den oben beschriebenen Algenstämmen schritt die Blattbildung ja abwechselnd nach rechts und nach links fort. Die Analogie der Organvertheilung an Salvinia mit den eben erwähnten Fällen ist so einleuchtend, dass sie schwerlich wird geleugnet werden können. Ist aber die dorsiventrale Verzweigung als solche anerkannt, dann fällt auch für Salvinia jeder Anlass, die Verzweigungsverhältnisse derselben durch Annahme von Verkümmerungen auf den radiären Typus zurückzuführen, einen Typus, dessen Aufstellung ja überhaupt nur auf einem Analogieschluss, und zwar, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, auf einem unbegründeten beruht. Pringsheim's Hypothese konnte desshalb für Salvinia aufgestellt werden, weil die Sprossungen der Bauchseite hier nicht Wurzeln, sondern Wasserblätter sind, vom allgemeineren Gesichtspunkt aus aber liegt auch hier nur das Verhältnis vor, dass die Sprossungen eine differente Ausbildung erhalten, je nachdem sie auf verschiedenen Seiten des Mutterorganes entspringen.

Für Marsilia konnte die Pringsheim'sche Auffassung schon desshalb nicht gelten, weil hier auf der Bauchseite wirklich Wurzeln stehen. Die Spiraltheorie musste die Stellung der Blätter auf der Rückenseite desshalb anders zu erklären suchen. Hanstein hat desshalb den Weg eingeschlagen, dass er annahm, die Entwicklungsspirale schlage je zwischen zwei Blättern um. Man könnte hier nun schon a priori das einwenden, dass eine Spirale, die sich so verhielte, doch überhaupt nicht mehr als Spirale betrachtet werden kann, man könnte ferner darauf hinweisen, dass die Wurzeln auf der Bauchseite ja dieselbe Anordnung zeigen, wie die Blätter auf der Rückenseite, und dass man zur Erklärung dieser Anordnung doch wohl nicht zur Annahme einer von Wurzel zu Wurzel umschlagenden Spirale werde greifen wollen. Es bedarf aber wohl kaum des Nachweises, dass auch für Marsilia die Spiraltheorie überhaupt nicht anwendbar ist, weil man es hier

Digitized by Google

mit einer dorsiventral verzweigten Pflanze zu thun hat, und weil überhaupt die Spiraltheorie kein der Verzweigung der Pflanzen zu Grunde liegendes Princip ist.

Die dorsiventralen Organe der Muscineen müssen hier übergangen werden, die Verhältnisse derselben erfordern eine gesonderte Bearbeitung. Nur die Marchantieen sollen unten aus einem speciellen Grunde erwähnt werden.

Sieht man sich unter den Phanerogamen nach Fällen um, die mit den oben beschriebenen in Parallele zu stellen sind, so bietet sich eine Anzahl von Formen dar, die ähnliche Beziehungen zum Substrate erkennen lassen, wie z. B. die beschriebenen Algen. Es verdient vielleicht hier hervorgehoben zu werden, dass diese Beziehungen nicht zusammenfallen mit denen zur Schwere, wohl aber mit denen zum Licht, in so fern die Rückenseite immer die dem Lichte zu-, die Bauchseite die demselben abgewandte ist. Die Richtigkeit dieses Satzes erhellt daraus, dass die Lage eines kriechenden Stammes von Herposiphonia und Caulerpa z. B. durchaus nicht immer eine horizontale ist, die genannten Algen können eben so gut an nahezu vertikalen Steinen etc. wachsen, Caulerpa allerdings nur dann, wenn die letzteren mit einer genügenden Schicht des Schlammes bedeckt sind, in welchem diese Alge am besten gedeiht. Einen besonders klaren Fall bieten die Lemnaceen. Bezüglich der Sprossverhältnisse derselben kann ich — mit Ausnahme eines Punktes bei Spirodela polyrhiza [1]) — nur die Angaben des Monographen dieser Familie, Hegelmaier's, bestätigen. Bei Wolfia entspringt der einzige hier vorhandene (— abgesehen von den Beisprossen —) vegetative Tochterspross auf der Rückenfläche des Muttersprosses derselben, welche auch die Blüthensprosse trägt. Der Tochterspross wird von einer Falte des Muttersprosses umwachsen und gleichsam auf den Rücken gelegt (Hegelmaier a. a. O. pag. 27), während er anfangs nahezu senkrecht auf der Rückenfläche seines Muttersprosses steht, und zwar auf der Mediane desselben. Ein Deckblatt ist nicht vorhanden, wird aber von Hegelmaier supponirt. Auch bei den Lemnen entstehen die Tochtersprosse auf der Oberseite (Rückenseite) des Muttersprosses an der Basis desselben, hier in Zweizahl, einer rechts, der andere links von der Medianebene. Auf der Bauchseite dagegen bildet sich zwischen und etwas vor den beiden Sprossanlagen der Oberseite eine Wurzel. Am leichtesten zu erkennen waren mir diese Verhältnisse bei ganz frei präparirten jungen Sprossen von L. gibba und trisulca. Die Tochtersprosse haben anfangs nicht die plattgedrückte Gestalt, die ihnen später eigen ist. Auch divergiren sie von der Ebene des Muttersprosses nach oben, sind also anfangs

1) Nachdem die vorliegende Untersuchung schon abgeschlossen war — im Juli 1879 —, wurde es mir durch die Freundlichkeit des Hrn. Prof. Dr. Hegelmaier möglich, auch Wolfia arhiza und Spirodela polyrhiza zu untersuchen, und die Angabe über die erstere noch einzufügen.

Digitized by Google

aufgerichtet. Erst mit dem Beginne der eigenthümlichen Taschenbildung werden die Tochtersprosse nach unten gerückt, und nehmen zugleich platte Form an. Die Tasche entsteht dadurch, dass vom Muttersprossaus von innen und vorn nach außen ein Wall von Zellgewebe sich über den Tochtersprossaus legt, und derselbe zugleich in eine Grube des Muttersprosses eingesenkt wird. Auf die verwickelteren Verhältnisse bei Spirodela polyrhiza soll unten näher eingegangen werden.

Hegelmaier erklärt nun die Sprossverhältnisse der Lemnen folgendermaßen. Da die beiden Tochtersprosse von einander eine Divergenz von nur $^1/_3$ des Stammumfanges haben, so nimmt er an, dass die Blattstellung eigentlich ein dreigliedriger Wirtel sei, bei dem das dritte nach unten fallende Glied abortire. An Stelle desselben steht die Wurzel. Man könnte das Verhältniss also auch so ausdrücken, dass das dritte Glied des Wirtels sich zur Wurzel ausgebildet habe. Wurzeln und Stengel sind ja keine immer scharf von einander getrennten Kategorieen, wie dies schon die directen Umwandlungen von Wurzel- in Stengelspitzen beweisen (Vergl. z. B. außer dem schon länger bekannten Falle von Neottia: Goebel über Wurzelsprosse von Anthurium longifolium, Bot. Zeitung 1878, pag. 645 ff.). Indess auch diese Deutung wäre ja nur ein umschreibender Ausdruck für die thatsächlichen Verhältnisse. Schon Hegelmaier (a. a. O. pag. 61) weist auf die Analogie der Sprossverhältnisse von Lemna mit denen von Salvinia und Marsilia hin, die damals übrigens ebenfalls nach der Spiraltheorie gedeutet wurden. Lemna hat ebenso wie die genannten Pflanzen einen ausgeprägt dorsiventralen Charakter, ist also eine Pflanze, auf welche die Spiraltheorie so wenig Anwendung findet als auf Caulerpa, Herposiphonia etc. Der dorsiventrale Charakter von Lemna äußert sich nicht nur in der Differenz der Sprossungen von Bauch und Rückenseite, sondern — wenigstens bei den meisten Arten — auch in der verschiedenen Struktur der letzteren, ähnlich wie z. B. bei den Marchantieen. Die von Hegelmaier gemachte Annahme eines abortirten dritten, auf der Bauchseite stehenden Sprosses wird demnach hier aufzugeben sein, da sie ja nur eine Consequenz der Spiraltheorie ist. Keinerlei Indicium liegt dafür vor, dass jemals ein solcher angelegt wurde.

Bei Spirodela polyrhiza steht der geförderte Spross im fertigen Zustande bekanntlich auf der Unter- d. h. Bauchseite des Muttersprosses, während der geminderte die gewöhnliche Stellung auf der Rückenfläche des Muttersprosses hat. Hegelmaier gibt an (a. a. O. pag. 75), der später auf der Bauchseite inserirte Spross entstehe am Seitenrande des Muttersprosses. In einem gewissen Stadium ist dies Stellungsverhältniss allerdings vorhanden, allein dasselbe ist nicht das ursprüngliche. Vielmehr entstehen auch bei Spirodela polyrhiza beide Tochtersprosse einander genähert auf der Rückenseite des Muttersprosses. Damit ist der Anlage nach die Übereinstimmung mit Lemna hergestellt. Der geförderte Tochterspross steht dem

Digitized by Google

Rande des Muttersprosses sehr nahe, an den jüngsten Stadien ist indess auf der Bauchansicht ganz deutlich zu erkennen, dass der Rand des Muttersprosses über den Tochterspross wegläuft, der letztere also auf der Rückenseite des ersteren steht. Der geförderte Tochterspross hat, wie der geminderte, zuerst eine von der Rückenfläche des Muttersprosses nach oben gerichtete Stellung. Sehr früh erfolgt die Verschiebung: der Spross kommt zuerst auf die Seite des Muttersprosses zu stehen, und wird dann auf die Bauchseite hinabgerückt, eine Verschiebung, die ihr Analogon an derjenigen findet, welche die Archegonien am Hute der Marchantieen erleiden, wie unten beschrieben werden soll. Was das auf der Bauchseite von Spirodela vorhandene häutige Gebilde betrifft, das man aus Analogiegründen ein Blatt nennen kann, so hat dasselbe mit den beiden Sprossen keine Beziehung. Es tritt schon an sehr kleinen Sprossen auf als ein die ganze Bauchseite umfassender, und auf Seite des nicht geförderten Sprosses etwas auf die Rückenfläche hinaufgreifender Saum. Dasselbe als aus dem Vorblatt des Primansprosses und aus dem Deckblatt des geförderten, später bauchständigen Sprosses verwachsen anzusehen, wie Hegelmaier dies früher gethan hat, ist schon desshalb unmöglich, weil nach dem Obigen der geförderte Spross ebenso wie der geminderte auf der Rückenfläche des Primansprosses entspringt. Ich möchte mich vielmehr der zweiten von Hegelmaier als ebenfalls möglich aufgestellten Ansicht anschließen, und den »Blattapparat als ein einziges, bauchständiges, etwas schief inserirtes Blatt« bezeichnen, da diese Bezeichnung ohnehin nichts weiter ist, als der Ausdruck für eine direkt wahrgenommene Thatsache, an der der Einschnitt, den das Blatt später zeigt, nichts ändert [1]). Es scheint mir überhaupt kein Grund vorzuliegen, die Lemnen durch Annahme von Verkümmerungen etc. durchaus auf den Typus der höher differenzirten Angiospermen zurückzuführen, was nur dann angezeigt wäre, wenn man gewichtige Gründe hätte, sie als Rückbildungen höherer Formen zu betrachten. Solche Gründe scheinen mir aber bis jetzt nicht vorzuliegen, und es liegt desshalb näher, die Lemnaceen als eine in ihrer vegetativen Gliederung den Thallophyten nahe stehende Gruppe zu betrachten, ähnlich wie die Podostomeen. Wie schon oben erwähnt, kommt eine ähnliche Verschiebung, wie sie bei dem geförderten Tochterspross von Spirodela polyrhiza stattfindet, auch bei den

Marchantieen

vor, wesshalb dieselbe hier geschildert werden mag, umsomehr als diese Verhältnisse, wie auch das Wachsthum des Fruchtträgers bei den Marchan-

1) Engler (vergl. Unters. über die morpholog. Verhältn. der Araceae. Nova acta XXXIX pag. 218) nennt das besprochene Gebilde auf Grund des Vergleichs mit Pistia das Grundblatt des lateralen Sprosses.

Digitized by Google

tieen bisher, wie es scheint, nicht beachtet worden sind. Ich gebe hier desshalb einige Resultate einer früheren ausgedehnteren Untersuchung über die Marchantieen. Bekanntlich sind dieselben dorsiventral gebaut, allein auch in Bezug auf Production von Organen verhalten sich Bauch- und Rückenseite verschieden. Die erstere trägt bekanntlich die Wurzeln und die blattartigen Gebilde, die letztere aber ist es, welche die Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien, producirt. Für die Antheridien ist diese Stellung bekannt und ohne weiteres sichtbar, mögen sie nun wie bei Marchantia polymorpha und Preissia commutata auf besonderen, den weiblichen Hüten ähnlichen Trägern sich befinden, oder wie bei Fegatella conica auf der Oberseite eines nur wenig modificirten Thalluszweiges sitzen. Die Archegonien dagegen scheinen bei Marchantia polymorpha z. B. auf der Unterseite des Kopfes der Fruchtträger zu stehen. Diese Stellung ist indess nur die Folge einer Verschiebung, in Wirklichkeit entstehen auch die Archegonien auf der Thallus-Ober- resp. Rückenseite. Was bei einem Durchschnitt durch einen jungen Marchantiascheitel Bauch- und was Rückenseite sei, darüber kann man nie im Zweifel sein. Das Scheitelwachsthum geht im Wesentlichen in der Weise vor sich, wie bei Riccia. Der mediane Längsschnitt zeigt eine »zweischneidige« Scheitelzelle, an der bauch- und rückensichtige Segmente gebildet werden. Aus ersteren gehen in acropetaler Folge die Blattlappen hervor, die in zwei Reihen auf der Bauchseite des Thallus stehen. Die jüngste Blattanlage — eine hervorgewölbte Zelle — fand ich oft schon in dem der Scheitelzelle nächsten bauchsichtigen Segmente. An den rückensichtigen Segmenten werden die Spaltöffnungen in bekannter Weise gebildet, und aus ihnen gehen auch die Archegonien hervor. Am leichtesten zu erkennen ist dies bei derjenigen Marchantiee, die es noch gar nicht zur Bildung eines weiblichen »Hutes« gebracht hat, bei Targionia Michelii. Hier entspringen die Archegonien einfach in acropetaler Reihenfolge aus den Dorsalsegmenten der Scheitelkante, die ältesten stehen also der Rückenseite zunächst, deren spaltöffnungs- etc. tragende Theil gegen den Archegonienstand scharf abgesetzt ist. Dasselbe gilt nun für alle von mir untersuchten Marchantieen: Fegatella conica, Marchantia polymorpha, Preissia commutata, Reboulia hemisphaerica, Grimaldia dichotoma und barbifrons. Überall ist es ein mehr oder minder differenzirter Thalluszweig, der sich zum Fruchtträger ausbildet, und überall entspringen die Archegonien auf der Rückenseite. Am leichtesten zu erkennen ist dies bei Fegatella conica und Reboulia hemisphaerica. Die Oberfläche eines jungen Hutes hat annähernd die Form einer Halbkugeloberfläche. Nahe dem Rande derselben, bei Fegatella aus dem zweitjüngsten dorsalen Segmente, entspringt das erste Archegonium. Bei Reboulia stehen deren im Ganzen vier auf einem Hut, bei Fegatella scheint mir die Zahl zwischen 4, 6, 8 zu variiren, die Archegonien stehen hier indess nicht wie bei Marchantia polymorpha in Reihen, sondern jedes

Digitized by Google

für sich an einer besondern Stelle des Hutes. Nach Anlegung der Archegonien tritt an der oberen Wölbung des Hutes ein lebhaftes Breitenwachsthum ein: die Zellreihen werden hier weit auseinander, dem Rande zu gebogen, die Archegonienanlagen, die nahe am Rande stehen, der an jenem Breitenwachsthum nicht theilnimmt, werden auf die Unterseite gerückt und werden außerdem noch von dem sie umgebenden Zellgewebe umwallt, so dass sie in eine Falte desselben zu liegen kommen, welche der Tasche der Lemnasprosse verglichen werden kann. Es ist also nicht richtig, dass die Archegonien »den Seitenrändern des Fruchtkopfes entsprießen«, wie früher angegeben wurde[1]. Ganz ähnlich verläuft die Archegonienbildung bei Preissia commutata und Marchantia polymorpha. Nur werden die Archegonien hier jeweils in Mehrzahl, aber wie bei Targionia in acropetaler Reihenfolge gebildet. Das älteste derselben tritt auf einem dem Scheitel ganz nahen dorsalen Segmente auf, aus den weiterhin zwischen das älteste Archegonium und den Scheitel eingeschalteten Segmenten treten dann weitere Archegonien auf. Es ergibt sich aus dem Gesagten, dass die ältesten Archegonien dem Rande des Fruchtkopfes zunächst stehen. Die Archegonien stimmen also hinsichtlich ihres Entstehungsortes mit den Antheridien überein und beiderlei Geschlechtsorgane entspringen, wie dies bei den Riccien z. B. schon lange bekannt ist, derselben Seite des Thallus, der Rückenseite. Zugleich wird durch diese Übereinstimmung in der Anlage der Geschlechtsorgane, wie ich glaube, eine Missbildung verständlicher, die ich unter einer großen Anzahl von untersuchten jungen Hüten von Preissia commutata einmal fand. Es war dies ein als androgyner Fruchtstand zu bezeichnender Hut. In seiner vorderen Hälfte trug derselbe nämlich auf seiner Oberseite Antheridien, in seiner hintern auf der Unterseite Archegonien. Da nun die Fruchtträger als unzweifelhaft typisch eingeschlechtig zu betrachten sind, so hat in diesem Falle ein Theil eines männlichen Hutes Archegonienanlagen producirt, und diese haben dann die entsprechende Verschiebung auf die Unterseite erfahren, oder vice versa. Interessant ist dieser Fall, da, um bei der obigen Annahme zu bleiben, die Archegonien hier genau an der Stelle von Antheridien aufgetreten sind, ähnlich wie bei den von mir beschriebenen Isoëtespflanzen[2] ein Spross an Stelle eines Sporangiums sich bildet. Den erwähnten androgynen Hut etwa als eine Rückschlagsbildung zu ursprünglich monöcischer Anordnung der Geschlechtsorgane aufzufassen, scheint mir unthunlich zu sein.

Ich gehe nach dieser Abschweifung, die dadurch entschuldigt wird, dass einerseits die direkt nachweisbare Verschiebung des geförderten Spirodelasprosses ein Analogon an der der Marchantieenarchegonien findet, und dass die Beschränkung der Archegonien- und Antheridienbildung der

1) Hofmeister, Vergl. Unters., pag. 54.

2) Goebel, Über Sprossbildung auf Isoëtesblättern, Bot. Ztg. 1879, No. 1.

Digitized by Google

Marchantieen auf die Thallusrückenseite auch für die vorliegende Frage einiges Interesse bietet, in der Schilderung dorsiventraler Sprosssysteme weiter. Von solchen sind bei den Monocotylen außer den Lemnen noch zu erwähnen einige bei den Najadeen vorkommende Fälle, von denen ich hier den von Halophila kurz hervorhebe. Die interessanten Stellungsverhältnisse dieser Pflanze sind von Balfour [1]) geschildert worden, ich erwähne von denselben nur die hier in Betracht kommenden Thatsachen. Die kriechende, monopodiale Hauptachse ist besetzt mit alternirenden Paaren von Blattschuppen, die Medianen von zwei auf einander folgenden Paaren bilden aber nicht einen Winkel von 90°, sondern nur etwa von 22°. Die Schuppenblätter bilden demgemäß 4 Reihen an der Achse, zwei Reihen über dem Horizontalquerschnitt (also auf der Rückenseite), eine rechts und eine links, und zwei ähnlich angeordnete auf dem untern Theile des Stammes, auf der Bauchseite. Die Seitenzweige des kriechenden Stammes stehen nun nur auf Einer Seite desselben, und zwar auf der Rückenseite, in der Achsel der Niederblätter, die auf der Bauchseite stehenden haben keine Achselsprosse, es stehen hier nur Wurzeln. Das Stellungsverhältniss ist mithin ein ganz ähnliches, wie das bei Lemna geschilderte, wenn man absieht von den Schuppenblättern. Es wäre auch hier nichts gewonnen, wenn man sagen wollte, die Axillarsprosse der bauchständigen Schuppenblätter seien abortirt, denn es bliebe dann immer noch die eigenthümliche Stellung der Schuppenblätter zu erklären, die auf eine Verschiebung zurückzuführen kein stichhaltiger Grund vorliegt, und wogegen, wie Eichler für Najas hervorgehoben hat, die Entwicklungsgeschichte spricht. Die letztere zeigt nämlich, dass das Stellungsverhältniss der Schuppen von Anfang an dasselbe ist, wie im fertigen Zustande.

Von analogen Fällen bei Dicotylen ist hier zunächst Utricularia zu nennen [2]). Die Kenntniss der morphologischen Verhältnisse dieser Pflanzen verdankt man bekanntlich Pringsheim [3]), welcher nachwies, dass verschiedene der aufgestellten Schemata auf die hier sich findenden Verhältnisse nicht anwendbar sind. — Der Vegetationspunkt von Utricularia vulgaris ist eingerollt, eine Eigenthümlichkeit, die verschiedenen der oben beschriebenen dorsiventralen Pflanzen ebenfalls zukommt. Und zwar ist der Vegetationspunkt nicht in Einer Ebene eingerollt, sondern zeigt

---

1) Bayley Balfour, On the genus Halophila, Transactions of the botanical society of Edinburgh 1879. — Betreffs Najas vgl. Magnus, Beiträge zur Morphologie der Gattung Najas, Berlin 1870, wo die betreffenden Verhältnisse übrigens im Sinne der Spiraltheorie durch Annahme von Verschiebungen etc. gedeutet werden.

2) Untersuchungsmaterial von U. vulgaris verdanke ich Hrn. Prof. Dr. Prantl.

3) Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularia, Monatsber. der Berl. Akad., 1869. Es ist zu bemerken, dass Pringsheim in dieser Abhandlung die concave Seite des Vegetationspunktes — nach meiner Terminologie die Rückenseite, weil sie vom Substrate abgewandt ist — die Bauchseite, die convexe die Rückenseite nennt.

Digitized by Google

namentlich bei kräftigen Exemplaren seitliche Abweichungen von dem Vertikalschnitt der Pflanze. Die Blätter entspringen auf den Flanken des Vegetationspunktes, jede Flanke trägt eine Blattreihe. Die Medianebenen der Blätter stehen in der Dorsiventralitätsebene [1]), d. h. fallen mit der, Bauch- und Rückenseite trennenden Ebene zusammen, in Folge wovon die Blattfläche ursprünglich senkrecht auf den Flanken steht. Die convexe Bauchseite trägt nur Haare, die etwas abgeplattete Rückenseite dagegen Sprossungen verschiedener Art. Zu einer klaren Orientirung über die Stellungsverhältnisse derselben eignet sich am besten die Rückenansicht, ich gewann dieselbe, indem ich den Vegetationspunkt unter dem Präparirmikroskope seiner Längsachse nach so lange rollte, bis er annähernd gerade war. Am zahlreichsten finden sich auf der Rückenseite die von Pringsheim als »Ranken« bezeichneten Sprossungen, es sind dies hakenförmig eingekrümmte, schmächtige Ruheknospen. Sie entstehen ohne alle Beziehung zu den Blättern, sowohl zeitlich als räumlich, nahe am Vegetationspunkt. Zwar sind sie meist nicht genau auf der Mittelinie der Rückenseite inserirt, und man könnte desshalb daran denken, sie zu einem Blatte der Blattreihe, welcher sie jeweils am nächsten stehen (obwohl die Abweichung von der Mitte der Rückenseite ganz unbedeutend ist), in Beziehung zu setzen, allein man überzeugt sich sofort, dass die Insertion der Ruheknospen [2]) nicht über die Insertion eines Blattes fällt, sondern zwischen dieselben, und dass die Anlage einer Ruheknospe vom oberen Blattrande überdies noch durch ein Stück der Rückenseite getrennt ist. — Eine zweite Kategorie von Sprossungen sind die normalen Seitenzweige, auf welchen eben die Verzweigung eines Utricularia-exemplares beruht. Wären diese Sprosse Axillarsprosse, so müssten sie als solche auf den Flanken des Vegetationspunktes stehen, nach dem oben über die Insertion der Blätter Gesagten. In Wirklichkeit aber stehen sie ebenfalls auf der Rückenseite des Vegetationspunktes, wie die Ruheknospen, von denen sie sich gleich anfangs durch kräftigere Ausbildung unterscheiden. Auch die normalen Seitenzweige, obgleich dem Rande der Rückenseite mehr genähert, als die Anlagen der Ruheknospen, stehen indess oft nicht genau über einer Blattinsertion, sondern meist zwischen zwei solchen [3]). Will man aber auch das Blatt, dessen oberem Rande der

1) Nach den Figuren 1 u. 2 von Pringsheim a. a. O. würde eine andere Orientirung stattfinden, die Medianebene des Blattes nämlich senkrecht zu der oben angegebenen stehen. Ich finde jedoch ausnahmslos die im Texte angegebene Stellung. Das Blatt entsteht auf der Flanke als langgezogener Wall, dessen Längsachse — die Richtung der Blattfläche — senkrecht steht auf der Flankenfläche. Aus dieser Anlage sprosst dann zuerst der obere Blattgipfel, etwas später der untere hervor. Die Rückenansicht bestätigt die Richtigkeit meiner Angabe über die Stellung des Blattes.

2) Dass dieselben nicht als Adventivknospen bezeichnet werden dürfen, ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte.

3) Pringsheim (a. a. O. pag. 97) sagt: »Ihr Entstehungsort fällt in oder neben die Achsel ihres Tragblattes, jedenfalls ganz in die Nähe derselben«. — Durch Anwendung

Digitized by Google

Spross zunächst steht, als Deckblatt desselben betrachten, so steht der Spross doch nicht in der Achsel desselben, sondern an seinem oberen Rande. Es ist hier also das umgekehrte Verhältniss, wie bei den eben erwähnten Rhizokarpeen, auch Herposiphonia und Polyzonia. In den letzteren Fällen standen die Blätter auf der Rückenseite des Hauptstammes und die Zweige auf den Flanken am unteren Rande eines Blattes, bei Utricularia stehen die Blätter auf den Flanken, die Zweige auf der Rückenseite am oberen Rande eines Blattes. Ganz Ähnliches wird unten für einige Inflorescenzen, z. B. die der Boragineen zu schildern sein. In all diesen Fällen tritt die schon oben erwähnte Regel deutlich hervor, dass an dorsiventralen Pflanzentheilen die Beziehungen der Blätter und Seitenzweige zur Gesammtsymmetrie engere sind, als die der Blätter und Seitenzweige unter einander. Das »Princip der Axillarität« tritt hier also zurück. Dass dasselbe vielfach zu unrichtigen Deutungen geführt hat, wurde schon von Pringsheim (a. a. O. p. 12) betont, und Hofmeister hat es (a. a. O. pag. 431) als allgemeine Zusammenfassung der Thatsachen ausgesprochen, dass: »die beiden Wachsthumserscheinungen, deren eine zur Anlegung eines Zweiges, die andere zur Anlegung eines Blattes führt, zwar häufig vergesellschaftet, nicht selten aber auch völlig getrennt auftreten«. Dieser Satz hat indess keine allgemeine Anerkennung gefunden. Vielmehr ist, wie Eichler sagt (a. a. O. II, pag. 377), der Begriff von extraaxillären Zweigen für den vergleichenden Morphologen anstößig. Es tritt dies am Auffälligsten hervor bei der Discussion über die morphologische Bedeutung der Ranken von Vitis und Ampelopsis. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nach den übereinstimmenden Angaben von Prillieux, Naegeli und Schwendener [1]), Warming u. A., dass die Ranke als extraaxillärer, blattgegenständiger Zweig erscheint. Dessen ungeachtet wird die Anschauung festgehalten, dass die Flanke ein zur Seite geworfener Terminaltrieb, und der ganze Rebenspross somit ein Sympodium sei. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Discussion näher einzugehen. Sobald man das Princip der Axillarität mit Eichler für eine allgemein gültige Bildungsregel hält, wird auch die Sympodialtheorie bei der Rebe die einzig mögliche Auffassung sein. Nun zeigen aber zahlreiche Fälle, dass das erwähnte Princip, das man aus dem häufigen Vorkommen bei radiär gebauten Phanerogamen abstrahirte, kein allgemein gültiges ist, und dass die Versuche, abweichende Fälle darauf zurückzuführen, zu Annahmen führen, die entweder mit dem direct Wahrnehmbaren im Widerspruch stehen, oder sich genöthigt sehen, den typischen Zustand in ein Entwicklungsstadium zu verlegen, das der Beobachtung nicht mehr zugänglich ist.

---

von Rückenansichten war die oben angegebene genauere Präcisirung des Entstehungsortes möglich. Die Angabe Kamienski's (Botan. Ztg. 1877, pag. 772), die Seitensprosse entstünden in der Achsel von Deckblättern, ist nach dem Obigen unrichtig.

1) Vgl. Naegeli und Schwendener, Das Mikroskop, II. Aufl., pag. 618, Fig. 291.

Digitized by Google

Ein eigenthümliches, scheinbar schwer erklärliches Vorkommen bei Utricularia ist, dass unmittelbar an der Basis eines normalen Seitenzweiges und der Inflorescenzen, die sich verhalten wie jene, eine »Ranke« zu stehen pflegt. Die Inflorescenzen stehen nach Pringsheim auch am Grunde der Anlage eines Seitenzweigs. Wie dies Verhältniss bei den Inflorescenzen zu Stande kommt, konnte ich nicht untersuchen. Bei den normalen Seitenzweigen aber klärt es sich dahin auf, dass dies Nebeneinanderstehen auf der Rückenseite der Hauptachse nur ein scheinbares ist. Die scheinbar neben der Basis eines normalen Seitenzweiges stehende Ruheknospe entspringt nämlich auf der Rückenseite des letzteren, ganz nahe an seiner Basis und es beruht auf einer kleinen Verschiebung, dass dieselbe später nicht hier, sondern auf der Hauptachse zu stehen scheint. Die Vermuthung liegt nahe, dass dasselbe bei den Inflorescenzen der Fall sein möchte, d. h. also, dass die am Grunde eines Seitenzweiges stehenden Inflorescenzen aus dem ersteren, nicht aus der Hauptachse entspringen. Dieselben sind übrigens, nach dem fertigen Zustande zu urtheilen, radiär verzweigt und, wie bekannt, streng orthotrop.

Es ist für die hier berührten Fragen ganz gleichgiltig, ob man eine Utriculariapflanze, wie sie zur Zeit ihrer eigentlichen Vegetation erscheint, als Stamm- oder als Blattorgan bezeichnen will. Letztere von Hofmeister [1]) proponirte Bezeichnung steht jedenfalls im Widerspruch mit seiner eigenen Definition [2]): »ein vom Pflanzenkörper abgegliederter Theil, der, im Zustande eines Vegetationspunktes befindlich, ein Stengelgebilde aus sich hervorsprossen lässt, kann nicht ein Blattgebilde, sondern muss selbst ein Stengelgebilde sein«. Auch der Umstand, dass, wie Kamienski [3]) gezeigt hat, der Stengel aus der Stelle eines der »primären Blätter« des Keimlings gebildet wird, ist kein Grund, um ganz abweichend vom gewöhnlichen Sprachgebrauche eine Utriculariapflanze ein Blatt zu nennen. Auch die Blüten von Nuphar stehen in der Blattspirale, ohne dass man aus dieser Stellung einen Grund entnehmen wird, sie Blätter zu nennen. Ob die Utricularien, die einigen Angaben zufolge $^2/_5$ Stellung der Blätter haben, also radiär verzweigt zu sein scheinen, vielleicht aus der Terminalknospe des Keimlings hervorgegangen sind, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen.

Mit Utricularia schließt die Reihe derjenigen dorsiventralen Pflanzenformen, deren Dorsiventralität eine bestimmte Beziehung zum Substrate (im weiteren Sinne) erkennen lässt. Die nun folgende Abtheilung hat das Gemeinsame, dass es sich bei ihr um dorsiventrale Inflorescenzen, also Zweigsysteme handelt, die überall — (bei Klugia notoniana musste dies

1) Hofmeister, Über die Zellenanordnung im Achsenscheitel der Laubmoose. Botan. Ztg. 1870.

2) Allgem. Morphologie, pag. 414.

3) Kamienski, Zur vergleichenden Morphologie der Utricularien. Botan. Ztg. 1877, pag. 775.

Digitized by Google

Verhältniss zweifelhaft bleiben) — seitlich an einer Hauptachse stehen, und deren Dorsiventralität in Beziehung zu letzterer steht. Analoge Fälle ließen sich auch von Kryptogamen anführen. So hat z. B. der Thallus von Liebmannia Leveillii eine centrale, radiär verzweigte Hauptachse, während die Seitenachsen nur auf der nach außen gewendeten Seite Sprossungen tragen. Auch der Fall von Ruscus ließe sich hier anführen, dessen blattartige Cladodien nur auf der (ursprünglich) der Hauptachse zugewandten Seite Sprossungen — eine axilläre Inflorescenz — tragen. Obwohl die Zahl der dorsiventralen Inflorescenzen eine gar nicht unbeträchtliche ist, ist das thatsächliche Verhältniss nur für Einen Fall anerkannt worden. Es ist dies (vgl. Eichler a. a. O. pag. 87) der von

Zostera.

Das thatsächliche Verhältniss lässt sich mit Groenland[1]) kurz dahin ausdrücken: »Der Blütenstand entwickelt sich aus Axillarknospen. Er ist in das stützende Blatt, die Scheide eingeschlossen. Aus der inneren Seite des Kolbens, — also seiner Rückenseite — welche etwas ausgehöhlt ist, schieben sich, in zwei parallele Reihen geordnet, Blattgebilde hervor, welche später in die regelmäßig abwechselnden Antheren und Früchte verwandelt werden«. Was man bei Zostera Blüte zu nennen habe, das ist für die hier zu behandelnde Frage ohne Belang. Es genügt constatirt zu haben, dass der »Kolben« nur auf Einer Seite Sprossungen — hier Antheren und Carpelle — trägt. Und zwar ist dies nach unserer Terminologie die Rückenseite, die Bauchseite liegt dem Tragblatte dicht an. Schon an der jungen noch blütenleeren Inflorescenzachse ist nach Groenland's Abbildung diese Differenz von Bauch- und Rückenseite ausgebildet, ein Verhältniss, das bei allen unten zu beschreibenden Formen wiederkehrt. Keinerlei Verschiebungen finden während der Anlegung der Blüten statt, welche etwa gestatten würden, das spätere dorsiventrale Verhältniss der Inflorescenz auf ein der Anlage nach radiäres zurückzuführen. Eichler (a. a. O.) sagt: »Wie die Erscheinung zu erklären ist, dass der Spadix bloß auf seiner Einen Seite Blüten trägt, bleibt ebenfalls noch zweifelhaft. Man könnte vermuthen, die beiden Hälften der Blütenseite seien ursprünglich gegenübergestellt, und nur nachher einseitig zusammengeschoben, wie etwas Ähnliches ja bei den Staubgefäßen von Cymodocea thatsächlich vorkommt; — (Bornet[2]) hat nämlich entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, dass die achtfächerige Anthere von Cymodocea aus zwei ursprünglich transversal zum obern Spathablatt gestellten extrorsen vierfächerigen Antheren entsteht, die sich einander zudrehen und verwachsen, vgl. auch die Fig. 34 bei Eichler a. a. O. pag. 84) — aber bei Zostera zeigt die Entwick-

1) Groenland, Beitrag zur Kenntniss der Zostera marina. Botan. Ztg. 185, pag. 181.

2) Bornet, Recherches sur le Phucagrostis major Cavol. Ann. d. scienc. nat. V. sér. t. 1.

Digitized by Google

lungsgeschichte nichts dergleichen, der Spadix ist gleich von Anfang an flach, und die Blüten stehen sogar in der Anlage verhältnissmäßig noch näher, als im ausgebildeten Zustande«. Dieser Satz verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, weil Eichler darin ein Princip ausspricht, das im Folgenden überall festgehalten wird, von manchen Morphologen (vgl. z. B. die unten pag. 409 citirte Äußerung Wydler's) aber nicht befolgt worden ist, das Princip nämlich, dass Verwachsungen, Verschiebungen etc., die mit der Entwicklungsgeschichte im Widerspruch stehen, nicht angenommen werden dürfen. Thatsächlich sind nun freilich von einigen Morphologen in vielen Fällen zur Erklärung abweichender Fälle Verschiebungen, Verwachsungen etc. angenommen worden, die, wie gezeigt werden soll, mit der Entwicklungsgeschichte oft in directem Widerspruch stehen (vgl. unten die Inflorescenzen Urtica, Dorstenia, Ficus, Papilionaceen, Boragineen etc.). Wenn, wie es scheinen könnte, »erklären« in Eichler's citirtem Satze so viel heißt, als auf die Spiraltheorie, auf den radiären Typus, zurückführen, dann sind die im Nachstehenden zu beschreibenden Fälle sämmtlich unerklärlich. Mir scheint aber ein radiär verzweigtes Organ um nichts verständlicher und erklärlicher als ein dorsiventrales zu sein, und schon aus diesem Grunde, dem sich andere beigesellen, ist die Berechtigung einer durchgängigen Zurückführung dorsiventraler auf radiäre Organe nicht einzusehen.

Ich lasse dahin gestellt, wie es sich bei denjenigen Aroïdeeninflorescenzen verhalten mag, bei denen man zu sagen pflegt, die Spatha sei mit der Basis des Spadix verwachsen, in Folge wovon nur auf Einer Seite des letzteren Blüten stehen wie bei Spadicarpa, im unteren Theile des Spadix von Atherurus u. a. Ob und zu welchem Zeitpunkt eine solche Verwachsung ursprünglich getrennter Theile eintritt, ist mir unbekannt. Das thatsächliche Verhältniss ist jedenfalls das, dass an der Basalpartie der so beschaffenen Spadices wie bei Zostera nur auf Einer Seite Blüten stehen. — Um zu den Dicotyledonen überzugehen, so beginne ich mit den Inflorescenzen von

Urtica,

die eines der schönsten und klarsten hierher gehörigen Objekte sind. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über dieselben liegen, wie es scheint, nicht vor; dagegen haben sie zu mehrfachen morphologischen Erörterungen Anlass gegeben. Vor Allem war es die Stellung der Inflorescenzzweige, welche Discussionen verursacht hat. Eichler bespricht diese Verhältnisse ausführlich (a. a. O. II, pag. 53). Das thatsächliche Verhältniss ist für Urtica kurz folgendes. In der Achsel der Laubblätter der blühenden Pflanzen stehen zwei Inflorescenzen und zwischen denselben ein Laubspross, der zuweilen reducirt ist. Bei vielen Urticapflanzen war das Verhältniss übrigens auch umgekehrt das, dass in der unteren Region der blühenden Pflanze zu beiden Seiten des kräftigen axillären Laubsprosses kümmerliche

Digitized by Google

Inflorescenzen standen. Erst in der oberen Region wurden die Inflorescenzen allmählich kräftiger, während der Laubspross sich kümmerlicher ausbildete. Dies Auftreten von drei Sprossungen in Einer Blattachsel hat nun zweierlei Deutungen erfahren. Die eine betrachtet die Inflorescenzen als »collaterale Beisprosse« des Mitteltriebs [1]), die andere als grundständige Zweige desselben. Eichler vertritt die letztere Ansicht, gestüzt namentlich auf die Thatsache, dass die Inflorescenzen von Parietaria Deckblätter haben, woraus ihre Natur als Seitensprosse des Laubtriebs gefolgert wird. Bei Urtica würden die ideal vorhandenen Brakteen also in einer Ebene stehen, die rechtwinklig zur Medianebene des Laubblattes steht. In derselben Ebene stehen nun aber auch die zwei folgenden Laubblätter des Mitteltriebes. Da bei Urtica die Blätter in decussirten Paaren stehen, so stimmt die Stellung der ersten Laubblätter des Sprosses nicht zu der der hypothetisch angenommenen Brakteen; Eichler deutet desshalb die zwei ersten Laubblätter nicht als echten Quirl — was sie in der That sind —, sondern diese Blätter sollen nach der Divergenz $1/2$ gebildet sein und die $1/2$ Stellung der Vorblätter ohne Prosenthese fortführen, aber paarig zusammengerückt sein, und so den Übergang zu den nun folgenden echten decussirten Quirlen herstellen. Diese Vorstellung erscheint, wie Eichler (a. a. O. pag. 54) selbst zugibt, gezwungen, um so mehr da die Entwicklungsgeschichte eine andere Auffassung nahe zu legen scheint, und Brakteen auch bei den unten zu beschreibenden Inflorescenzzweigen fehlen. Jene ersten zwei Laubblätter am Laubspross entstehen wie alle andern echten decussirten Quirle. Die Eichler'sche Deutung derselben erscheint desshalb als der Entwicklungsgeschichte widersprechend. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, dass die zwei Inflorescenzen und der zwischen ihnen stehende Laubspross aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervorgehen, erstere also jedenfalls keine »collateralen Beisprosse« des letzteren sind. Die erste Anlage der drei Achselsprosse eines Laubblattes ist von der Basis des letzteren nicht sehr scharf abgesetzt. Sie unterscheidet sich von anderen jungen Sprossanlagen durch ihre wulstförmige Gestalt, welche ihre größte Längserstreckung parallel der Blattfläche des Laubblattes hat. Dieser Wulst nun ist die gemeinsame Anlage der drei mehrerwähnten Sprosse. Aus diesem Grunde bezeichne ich ihn als das Primordium derselben. Es sprossen nämlich aus dem vorher ganz ungegliederten Wulste drei Sprossanlagen hervor: zu beiden Seiten die der Inflorescenzen, in der Mitte die des Laubtriebes. Die letztere ist von Anfang an schwächer entwickelt, als die Inflorescenzanlagen und scheint sogar etwas später als die letzteren aufzutreten. Nach Eichler's Anschauung wäre die hier als Primordium bezeichnete Sprossanlage ursprünglich schon als Vegetationspunkt des Laubtriebs aufzufassen, an dem

1) Vergl. A. Braun in Sitzungsber. der Ges. naturf. Fr. zu Berlin, 19. Mai 1874. Botan. Ztg. 1875, pag. 115 u. 116.

Digitized by Google

dann als grundständige Zweige rechts und links die Inflorescenzen auftreten würden. Die Anlegung derselben müsste dann schon sehr früh vor sich gehen, da ja der Höcker von Anfang an als breitgezogener Wulst erscheint. Es ist diese Auffassung, wie aus dem Gesagten hervorgeht, zwar nicht wie die Annahme eines Zusammenrückens der ersten Blätter des Laubsprosses, mit der Entwicklungsgeschichte im Widerspruch, sie wird von derselben aber auch nicht unterstützt, während die obige Schilderung des Primordiums, aus dem die drei Sprossanlagen hervorgehen, nur ein Ausdruck für das direct Wahrgenommene ist.

Bei Parietaria, auf die Eichler sich bezieht, ist der Vorgang ein ganz ähnlicher, nur dass hier die »Brakteen« der Inflorescenzen auftreten. Dieselben entstehen nicht am Primordium, sondern sprossen aus den Inflorescenzanlagen selbst, schräg nach hinten (gegen das Laubblatt hin) gerichtet hervor. Das Verhältniss, dass sie an den Inflorescenzen »hinaufgewachsen« sind, ist also schon in der Anlage vorhanden (vgl. die Fig. 22 bei Eichler a. a. O.; die dort als α und β bezeichneten Blätter divergiren von der Ebene, in der b liegt, um nahezu 90°). Es dürfte sich daher fragen, ob es nicht angezeigt ist, statt diese Blätter als Brakteen zu bezeichnen, sie in Übereinstimmung mit ihrer Entstehung als den Inflorescenzen zugehörig zu betrachten. Parietaria gehört indess nicht in den Kreis der hier zu besprechenden Inflorescenzen, wesshalb auch auf die eben erwähnte Frage nicht näher eingegangen werden mag.

Was nun die Blütenstände von Urtica selbst betrifft, so werden sie von Eichler (a. a. O. pag. 52. Ich beziehe mich hier und im Folgenden betreffs der bisherigen morphologischen Anschauungen über die von mir untersuchten Pflanzen meistens auf Eichler's vortreffliche Darstellung derselben) als »Dichasien mit Wickeltendenz« bezeichnet. Er denkt sich die Entwicklung derselben so, dass die Inflorescenzachsen mit zwei (bei Urtica unterdrückten) Vorblättern beginnen, α und β. In der Achsel von α steht ein büschelförmiger gestauchter Zweig, in der von β ein geförderter, welcher die Inflorescenzachse fortsetzt, so dass dieselbe aus zu einem Sympodium verketteten Axillarzweigen der β Vorblätter bestünde. Diese ganze Anschauung findet auf Urtica dioïca, auf welche sich das Folgende bezieht, keine Anwendung, sie steht in directem Widerspruch mit der Entwicklungsgeschichte. Die letztere zeigt, dass vor Allem die Inflorescenzachse kein Sympodium ist, ein Nachweis, der hier leichter zu führen ist, als bei den Boragineen, denn der Vegetationspunkt der Urticainflorescenzachse ragt weit über die jüngsten Seitenzweiganlagen hinaus.

Wir haben die Inflorescenz in dem Stadium verlassen, wo sich die beiden Inflorescenzanlagen als Höcker aus dem Primordium erhoben. Dieselben nehmen schon sehr frühe, noch ehe irgend etwas von einer Blütenanlage sichtbar wird, eine von der drehrunden abweichende Form an. Ihre dem Muttersprosse zugekehrte Seite, die Rückenseite, wird nämlich flach, die

Digitized by Google

den Stipulen des Laubblattes anliegende Bauchseite dagegen wird gewölbt, und folglich, da die Stipulen nach innen concav sind, convex. Die Medianebenen der Stipulen fallen mit denen der Inflorescenzachsen annähernd zusammen, es sieht, wie Eichler nach dem fertigen Zustand treffend bemerkt, aus, als wären die Inflorescenzanlagen Achselsprosse der Stipulen, s. Fig. 6. Nur auf der flachen Rückenseite der Inflorescenzanlage werden nun die Sprossungen derselben gebildet. Die Bauchseite producirt wie die von Utricularia nur Haare. In keiner Zeit sind auf der letzteren auch nur Rudimente von Sprossungen zu bemerken, so wenig wie bei Utricularia und Zostera. Auch mag hier nochmals betont werden, dass die Differenz in der Gestaltung von Bauch- und Rückenfläche von Anfang an vorhanden ist, nicht etwa erst später, während der Anlegung der Blüten etc. eintritt. Es ist demnach durchaus unthunlich, die unten zu beschreibende dorsiventrale Verzweigung der Inflorescenzachse etwa als aus Verschiebung einer zweizeiligen Anordnung entstanden zu deuten. Die Krümmung der ganzen Inflorescenzachse steigert sich während der Entwicklung derselben. Auf der Rückenseite entwickelt sich nun ein ziemlich complicirtes Sprosssystem. Zuerst entstehen auf derselben die Zweige der Inflorescenzachse, s. Fig. 7. Die relativ beträchtliche Breite, welche die letztere hat, gestattet dabei mit Leichtigkeit zu constatiren, dass es in der That die Rückenfläche der Inflorescenzachse ist, auf welcher die Zweige entspringen, und nicht etwa die Flanken derselben. Die Zweige entstehen in acropetaler Reihenfolge, und wie so oft bei dorsiventralen Organen abwechselnd nach rechts und nach links. Es erhebt sich auf der Inflorescenzachse ein schief nach oben (gegen das Ende der Inflorescenzachse zu) gerichteter Höcker, dessen hinterer Theil nahezu auf der Mitte der Inflorescenzachse inserirt erscheint, während der vordere dem Rande derselben näher ist (Fig. 7). Der Vegetationskegel der Inflorescenzachse ist lang und schlank wie bei manchen Wasserpflanzen, von einer Sympodienbildung ist hier also keine Rede, wie oben schon bemerkt wurde. Brakteen sind keine vorhanden. Es wird so ein System von alternirenden, auf der Rückenseite inserirten Zweigen gebildet, die sich in ihrer späteren Ausbildung ganz wie die Inflorescenzachse selbst verhalten, d. h. also vor Allem selbst dorsiventral sind. In diesem Zustande hat die junge Inflorescenz viele Ähnlichkeit mit dem Jugendzustande mancher gefiederter Blätter. Gelegentliche Beobachtungen machen es mir wahrscheinlich, dass auch bei diesen in manchen Fällen die foliola nicht auf den Flanken, sondern auf der Rückenseite der Rhachis entstehen [1]). Es wird an den Inflorescenzachsen eine größere An-

---

1) Die Entscheidung dieser Frage wird erschwert dadurch, dass bei Anlegung der Foliola das junge Blatt gewöhnlich gefaltet ist. Auch einzelne Abbildungen scheinen die ausgesprochene Vermuthung zu begründen, so z. B. Fig. 3, Taf. XXXVI in Naegeli u. Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen.

Digitized by Google

zahl von Zweigen auf jeder Seite gebildet, an kräftigen Inflorescenzen 8—10. Die obersten Inflorescenzen der blühenden Pflanzen sind häufig unverzweigt, und verhalten sich dann wie die Spitzen der verzweigten Inflorescenzen. Der Vegetationspunkt der letzteren ragt über die jüngsten Zweige ziemlich weit hinaus, ähnlich wie dies bei dem schlanken Vegetationskegel mancher Wasserpflanzen der Fall ist. Die einzelnen Inflorescenzzweige können sich ihrerseits weiter verzweigen, in analoger Weise wie die Hauptachse (s. Fig. 9). Es entsteht so bei kräftigen Inflorescenzen ein mehr oder minder reich verzweigtes Sprosssystem. Auf den einzelnen Zweigen desselben sowie auf der Endigung der Inflorescenzachse selbst entstehen nun die Blüten. Am übersichtlichsten ist die Bildung derselben auf der Endigung der Hauptachse. Bei der Bildung der Blüten treten zum ersten Male an der Inflorescenz Blätter auf. Dieselben werden als halbkreisförmige Wülste am Rande der Rückenfläche angelegt. Auch sie sind schief inserirt, wie dies oben für die Inflorescenzachsenzweige beschrieben wurde. Dabei ist ihr vorderer Theil tiefer gegen die Flanke der Inflorescenzachse zu gerichtet, als der hintere (ein Verhältniss, das oben für Polyzonia angegeben wurde, und auf das bei den Inflorescenzen der Boragineen zurückzukommen sein wird). Vor dem Blattwulste bemerkt man auf der Inflorescenzanlage eine Erhebung. Aus dieser gehen die Blütenknäuel von Urtica hervor, und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie die von Parietaria. Die erste Blüte erscheint gegen die Spitze der Inflorescenzachse hin (*B*, Fig. 10). Das Primordium hat sich also getheilt in eine Blütenanlage und einen Vegetationspunkt, der weitere Blüten producirt. Die Blüten haben ebenfalls eine zur Längsachse der Inflorescenz schiefe Richtung. Der Vegetationspunkt wächst beträchtlich weiter, es kommt in der Mitte desselben eine Erhebung zum Vorschein, die zur Blüte wird. Die zwei seitlich derselben stehenden Vegetationspunkte wiederholen denselben Fortgang, der zuweilen dahin modificirt wird, dass die Verzweigung eine einseitige wird. Es ist klar, dass durch diesen Vorgang Blütenknäuel erzeugt werden, die von sehr ungleichem Alter sind. Erst von diesen einzelnen Blütenknäueln, nicht aber von der ganzen Inflorescenz könnte man also sagen, sie seien »Dichasien mit Wickeltendenz«. Reine Dichasien sind sie indess nach dem Obigen nicht, der Entstehung der Primanblüte halber. Das Gefäßbündel der einzelnen Blütenstiele geht gewöhnlich direct von einem Gefäßbündel der Blütenachse, nur selten von dem eines andern Blütenstieles ab. Die Blätter, in deren Achseln die Blütengruppen stehen, erhalten später eine häutige Ausbildung und fallen bald ab. Auch an den Blütenstielen erkennt man schon sehr früh die Trennungsschicht, durch welche die Blüte nach dem Verblühen sich abgliedert und abfällt, als rings um den Blütenstiel verlaufende Furche. Da die Blattbasis mit der Anlegung neuer Blüten mitwächst, so bilden sie eine Hülle um die ganze Blütengruppe. Eine solche

Digitized by Google

steht schließlich auch am Ende der Inflorescenzachse. Dieselbe hat ein begrenztes Wachsthum. Die letzte Blüte steht nahe am Scheitel. Das zu derselben gehörige Deckblatt wird als eine den Scheitel tutenförmig umfassende Hülle ausgebildet (Fig. 12 *Br*). Mancherlei Einzelheiten und kleinere Abweichungen von dem eben geschilderten Entwicklungsgange, wie sie gelegentlich bei Durchmusterung einer großen Zahl von Inflorescenzen zur Beobachtung gelangen, mögen, als von zu wenig allgemeinem Interesse, unerwähnt bleiben. Die Hauptsache ist kurz so auszudrücken, dass die Blütenknäuel von Urtica dioïca auf der Rückenseite eines dorsiventral verzweigten Achsensystemes stehen. Vergleicht man dies Resultat mit den bisherigen morphologischen Anschauungen, so wird sich die Unhaltbarkeit derselben ergeben. Die Verbreiterung des Achsengerüstes, die auch im fertigen Zustande erkennbar ist, erklärt Eichler aus einer »theilweisen Verschmelzung der Inflorescenzzweige«. Von einer solchen zeigt die Entwicklungsgeschichte keine Spur, die Verbreiterung ist vielmehr, wie gezeigt wurde, eine ursprüngliche, an der Inflorescenzachse schon vor ihrer Verzweigung vorhandene. Auch ist es unmöglich, hier eine sogenannte congenitale Verschmelzung anzunehmen, da nicht einzusehen ist, was verschmelzen sollte. Dieselbe wäre nie im Stande, das bisher, wie es scheint, der Beobachtung ganz entgangene Verhältniss zu erklären, dass nur auf Einer Seite der Inflorescenz Inflorescenzzweige und Blüten stehen. Diese Thatsache lässt sich bei vorurtheilsfreier Beobachtung auch an älteren Inflorescenzen leicht erkennen. Die Veränderungen der Anlage gegenüber bestehen nur darin, dass Inflorescenz und Zweige sich nachträglich noch in die Länge strecken, wobei die einzelnen Blütenknäuel aus einander gerückt werden. So kommt der Habitus zu Stande, den Eichler als einen rispenartig ausgebreiteten bezeichnet, eine »Streckung der β- und Stauchung der α-Zweige« ist indess nicht vorhanden, da die Inflorescenzachse vielmehr eine continuirliche, dorsiventral verzweigte ist. Bei manchen ausländischen Urticaceen sind die betreffenden Verhältnisse viel leichter erkennbar, als bei Urtica dioïca. So bei U. membranacea und canadensis, wo die Verbreiterung der blütentragenden Rückenseite eine beträchtlichere ist als bei U. dioïca. Viel auffallender ist die ganze Erscheinung aber bei Pflanzen aus der mit den Urticaceen ja nahe verwandten Familie der Artocarpeen. So namentlich bei

Dorstenia.

Im fertigen Zustande stellt die Inflorescenz einen platten, am Rande in tiefe Lappen getheilten Kuchen dar, auf dessen einer Seite — der Bauchseite, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird — die Blüten stehen, während die andere, die Rückenseite, mit Ausnahme von Haaren keine Sprossungen trägt. Der Stiel ist ähnlich wie bei den foliis peltatis z. B. von Tropaeolum auf der

Digitized by Google

unteren Hälfte der Rückenseite inserirt. Eichler fasst diese Inflorescenz als eine »Cyme« auf, bei der sämmtliche Achsen zu einem Kuchen verschmolzen seien (a. a. O. II. S. 59). Wie dieses supponirte Verschmelzen die Thatsache erklären soll, dass nur auf Einer Seite Blüten stehen, ist mir unverständlich geblieben, da ein Verhalten wie das oben erwähnte der Antheren von Cymodocea hier undenkbar ist. Die Entwicklungsgeschichte zeigt auch sofort die Unhaltbarkeit dieser Ansicht. Die Anlagen der Inflorescenzen stehen wie bei Urtica in den Winkeln der Laubblätter, nicht vor deren Mediane, sondern gegen die eine Stipula hin. Zugleich mit einer Inflorescenzanlage steht auch ein Laubspross in der Blattachsel. Nach Eichler's Ansicht (a. a. O. S. 57) wäre dies auch bei andern Artocarpeen sich findende Verhältniss dahin zu erklären, dass die Inflorescenzanlage aus den bald entwickelten, bald unterdrückten Vorblättern des letzteren, axillaren »Bereicherungssprosses« entstände. Ich habe bei Dorstenia caulescens, der einzigen mir zu Gebote stehenden Form, dies Verhältniss nicht näher geprüft, indess ist es mir wahrscheinlicher, dass hier auch die Inflorescenzanlage in der Achsel des Laubblattes steht, indem wohl auch hier wie bei Urtica und Ficus Inflorescenzanlage und Laubtrieb aus einem gemeinschaftlichen Primordium hervorgehen. Die erstere ist anfangs ein conisches Zäpfchen mit breiter Basis. Auf der dem Laubblatt zugekehrten Seite, also der Bauchseite, entsteht nun oben eine Abschrägung. Die junge Inflorescenzanlage hat also jetzt, von der Bauchseite betrachtet, folgende Gestalt: unten, der Basis zu, die nahezu cylindrische Stielanlage, an der eine Differenz zwischen Bauch- und Rückenseite nicht ausgebildet wird. Der Stiel geht über in eine Fläche, die anfangs nicht breiter ist, als der erstere und dem Gesagten zufolge mit dem Stiele einen stumpfen Winkel bildet. Die gewölbte Rückenfläche ist nicht abgeschrägt, eine Differenz zwischen Stiel und einer Fläche also nicht sichtbar. Der schräg abgestutzte Theil der Bauchseite ist nun die eigentliche Vegetationsfläche, an ihr und auf ihr gehen alle weiteren Neubildungsprocesse vor sich. Das Verhältniss ist mithin ein ganz analoges wie das an der jungen Inflorescenzanlage von Urtica, auch hier war es nur Eine Seite der Inflorescenzanlage, die als Vegetationsfläche bezeichnet werden kann, und zwar war es bei Urtica die Rückenfläche. Auch hier mag wieder betont werden, dass die Differenz zwischen Bauch- und Rückenseite schon am Vegetationspunkt sich ausbildet. Während nun aber bei Urtica in acropetaler Reihenfolge die Zweige der Inflorescenz auf der Rückenseite auftreten, ist das Verhältniss bei Dorstenia ein anderes. Die Inflorescenzzweige von Dorstenia entstehen durch Dichotomie der Vegetationsfläche. Das Wachsthum an der Spitze der Vegetationsfläche erlischt, es bildet sich hier unterhalb des Vegetationspunktes, d. h. auf dem der Rückenseite desselben angehörigen Theile ein Blatt. Dadurch ist die Vegetationsfläche in eine rechte und eine linke Hälfte getheilt. Mit dieser ein-

Digitized by Google

maligen Theilung scheint es bei manchen Formen sein Bewenden zu haben. So bei D. ceratosanthes, bei der die Inflorescenz eine zweiarmige Form hat. Diese käme dann einfach dadurch zu Stande, dass die rechte und die linke Hälfte der Vegetationsfläche weiter wachsen, und auf ihrer Bauchseite die Blüten hervorsprossen. Bei Dorstenia caulescens geht jedoch der erst eingeleitete Vorgang weiter: die rechte und linke Hälfte der Vegetationsfläche dichotomiren sich wieder in eine obere und eine untere Hälfte, und jedesmal tritt in der Mitte zwischen der Dichotomie ein Blatt auf (Fig. 26, 27, 28, 30). Die Configuration ist also jetzt folgende: An der Bauchfläche stehen drei Blätter, eines oben, wo ursprünglich der Vegetationspunkt der Blütenanlage war, und zwei seitlich. Dem ersten diametral gegenüberstehend wird kein Blatt entwickelt, hier findet sich späterhin nur eine Einbuchtung als Trennung der beiden seitlich unteren Vegetationspunkte. Die drei Blätter bezeichnen nach dem Obigen die Grenzen zwischen den 4 Vegetationspunkten, in die sich die Bauchfläche getheilt hat: zwei seitlich obere und zwei seitlich untere. Die Vegetationspunkte sind plattgedrückt, vorne breit. An ihnen wiederholt sich nun in der Folge ganz derselbe Verzweigungsvorgang: Der Vegetationspunkt verbreitert sich vorne sehr stark, die mittlere Region hört auf zu wachsen, auf der Rückenseite derselben sprosst ein Blatt hervor, und so ist der ursprüngliche Vegetationspunkt in zwei neue abgetheilt, von derselben Gestalt und derselben Größe. Wir haben hier also den Fall, dass sich ein dorsiventrales Organ in der Dorsiventralitätsebene verzweigt. Das Verhältniss ist hier also ganz dasselbe wie bei manchen dorsiventralen Lebermoosen, z. B. den Marchantieen, die sich ebenfalls in derselben Ebene verzweigen, und zwar auch dichotom. Noch ist zu bemerken, dass das Auftreten der ersten drei Blätter nicht immer ein so regelmäßiges ist, wie es oben beschrieben wurde. Wenn das obere noch kaum als Anlage sichtbar ist, ist zuweilen eines der seitlichen, oder beide schon weiter in der Entwicklung vorangeeilt. Auch bleiben die beiden unteren Vegetationspunkte in ihrer Wachsthums- und Verzweigungsenergie gegen die oberen gewöhnlich etwas zurück. Die einzelnen Dichotomiezweige, in die sich eine Vegetationsfläche theilt, entwickeln sich ebenfalls nicht gleichmäßig, einzelne bleiben im Wachsthum zurück und erscheinen am fertigen Blütenstand dann als kleinere Zacken. Ein ganz ähnlicher Vorgang, das Zurückbleiben eines Gabelzweiges, ist bei dichotomischer, resp. pseudodichotomischer Verzweigung ja weit verbreitet, ich erinnere hier nur an Selaginella und Fegatella conica. Die erst entstandenen Blätter schon hüllen die Vegetationsfläche ganz ein. Ihre Basis bleibt sehr schmal — sie sind ja an einem Punkte inserirt, der sein Wachsthum eingestellt hat — während die Lamina sehr breit wird und sich über die Vegetationsfläche legt. Auf dieser letzteren entstehen nun die Blüten, als deckblattlose, halb-

Digitized by Google

kugelförmige Hügel. Die Blütenanlagen entstehen an den einzelnen Vegetationspunkten zunächst in acropetaler Folge. Sie stehen dicht gedrängt, ohne sich jedoch unmittelbar zu berühren. Sie sind in Reihen angeordnet, die im Allgemeinen der Stirnlinie des Vegetationspunktes parallel laufen, also als Querreihen bezeichnet werden können. Die einzelnen Glieder einer Reihe sind indess selbst wieder von ungleichem Alter. Die mittleren sind nämlich meist die erst angelegten. Diese acropetale Anordnung wird nun aber gestört durch Bildung von intercalaren Blütenanlagen. Der breite, platte Spross vergrößert nämlich seine Oberfläche auch noch nach Anlage der Blüten. Dadurch werden die letzteren aus einander gerückt, es gibt Raum zwischen ihnen. Wo ein solcher auftritt, kommt zwischen den älteren Blütenanlagen eine neue zum Vorschein (Fig. 39) als sanfter Hügel von Zellgewebe, der sich von den »acropetal« (s. u.) entstandenen Blütenanlagen durch seine bedeutend geringere Größe auffallend unterscheidet. Dass der Vorgang nicht etwa der ist, dass aus der Basis der älteren Blütenanlagen die jüngeren hervorsprossen — das lässt sich mit aller Sicherheit constatiren Die neu auftretenden Blütenanlagen sind vielmehr echte intercalare Bildungen. Sie holen die älteren in der Entwicklung bald ein, so dass an älteren Stadien eine Altersungleichheit nicht mehr hervortritt. Die Intercalirung geschieht nicht in der Weise, dass etwa zwischen zwei primäre Reihen Blüten eine neue eingeschaltet wurde. Die Intercalirung ist vielmehr eine unregelmäßigere, und geschieht eben da, wo Platz ist. Außer den drei oben als Primanblätter bezeichneten treten noch andere auf. Jeder Vegetationspunkt erzeugt deren nämlich in acropetaler Folge an seinen Seitenrändern, den Flanken der Vegetationsfläche. Dass man von solchen sprechen kann, das ergibt sich aus der oben geschilderten platten Gestalt des Vegetationspunktes, an dem eine Bauch- (Ober-), eine Rücken- (Unter-)Fläche und zwei Flanken zu unterscheiden sind. Die hier in acropetaler Reihenfolge entstehenden Blätter legen sich ebenfalls über den Vegetationspunkt. Sämmtliche Blätter fallen indess frühe ab, wodurch die Inflorescenz nackt wird. Nach dem Obigen könnte es den Anschein haben, als ob die Primanblätter einen andern Entstehungsort, nämlich die Rückenfläche hätten. Diese Ausdrucksweise wurde gewählt, weil an der jungen, eben angelegten Vegetationsfläche die Flanken nicht so deutlich hervortreten, so lange dieselbe nicht über den Stiel hinausragt. In Wirklichkeit entstehen auch die Primanblätter auf den Flanken. Eichler (a. a. O.) spricht die am Rande der Inflorescenz stehenden Blätter für Deck- und Vorblätter der Einzelblüten an. Sie zeigen indess zu den Blüten durchaus keine Beziehung. Es ist dies nicht einmal der Fall für die den Flanken zunächst stehenden Blüten, geschweige denn für die nach innen inserirten. Auch die Zahl der Blüten ist eine viel größere, als die der Blätter. Vielmehr liegt hier ein ganz ähnlicher Fall vor, wie bei Utricularia, wo auch die Blüten auf der

Digitized by Google

Bauchseite, die Blätter ohne Beziehung zu denselben auf den Seitenflächen stehen. Diese Thatsachen im Verein mit den eigenthümlichen Wachsthumsverhältnissen legen es auch für Urtica nahe, die Blätter an der Seite der Inflorescenzen dort nicht als Deckblätter zu bezeichnen, sondern sie in dieselbe Kategorie mit denen von Dorstenia zu stellen, d. h. einfach zu sagen, am Rande der Inflorescenz stehen Blätter ohne nähere Beziehung zu den Blüten. Bei Urtica nähert sich indess dies Verhältniss noch mehr dem gewöhnlichen Verhalten von Blatt und Axillarspross.

Die Vegetationspunkte, in welche sich die Vegetationsfläche getheilt hat, wachsen nicht in der Ebene der letzteren weiter, sondern die aus ihnen gebildeten Sprosse erfahren verschiedene Krümmungen. Anfangs sind dieselben gegen die Rückenfläche hin concav gekrümmt. Später legen sich dann die Seitenflächen der Hauptsprosse wie die Lappen eines Briefcouvertes über der Bauchfläche zusammen. Zur Zeit der Fruchtreife ist die Bauchfläche (Oberseite) wieder annähernd eben. Dass die oben erwähnte Deutung der Dorsteniainflorescenz als eines aus verwachsenen Achsen bestehenden Kuchens nicht haltbar ist, ergibt sich aus der eben geschilderten Entwicklungsgeschichte von selbst. Es finden keinerlei Verwachsungen und Verschiebungen statt, vielmehr wird gleich anfangs auf der Bauchseite der Inflorescenzanlage eine Vegetationsfläche angelegt, aus deren dichotomischer Verzweigung sich die Gestalt der Inflorescenz erklärt, und auf der die Blüten hervorsprossen. Diese dichotomische Verzweigung lässt sich nicht auf eine axilläre zurückführen. Man überzeugt sich davon, ganz abgesehen von der Stellung der Blätter auf den Flanken, wenn man z. B. in Fig. 25—27 den Versuch macht, die Blätter und Vegetationspunkte zusammenzustellen. Vielmehr gilt hier wieder das oben ausgesprochene Verhältniss, dass bei dorsiventralen Sprossungen die Beziehungen von Blatt und Spross zurücktreten gegen diejenige beider Organe zur Gesammtsymmetrie. Ganz analoge Verhältnisse werden unten für die Boragineen und andere zu beschreiben sein.

Schon der Analogie mit Dorstenia halber ist hier auch die Inflorescenz von Ficus zu erwähnen, hat man doch häufig Dorsteniainflorescenzen als »offene Feigen« bezeichnet[1]). Außerdem ist dies auch desshalb nothwendig, weil der bekannte Blütenbecher der Feigen eine noch neuerdings der Entwicklungsgeschichte widersprechende morphologische Deutung erfahren hat. Eichler (a. a. O. II, pag. 58 u. 59) sagt nämlich: »Mit der Auffassung des Bechers als eines concaven Köpfchens ist dieser Entwicke-

1) Eben so gut kann man natürlich die Feigen geschlossene Dorsteniakuchen nennen, beides sind eben nur Vergleiche. Offene, Dorstenia ähnliche Feigen sind als gelegentliche Missbildungen beobachtet worden (vgl. Zuccarini, Über eine monströse Feige, Gelehrte Anzeigen d. bayr. Akad. XV, 304). Zuccarini betrachtet dort die Wand der Feigenhöhlung als aus erwachsenen Brakteen bestehend, es ist dies mit der Eichler'schen und der unten anzuführenden Link'schen die dritte Verwachsungstheorie.

Digitized by Google

lungsgang (die von Payer gegebene entwicklungsgeschichtliche Darstellung) im Widerspruch, stimmt jedoch zur Deutung als Cyme, es wären bei derselben sämmtliche Achsen zu einem Kuchen verschmolzen, und dieser hätte sich concav zusammengeschlossen, so dass er nun sämmtliche Blüten auf der Innenseite trägt«. Wie dieser Vorgang zu denken sei, wie der Effect, dass nur auf Einer Seite einer Fläche Blütenanlagen stehen, dadurch zu Stande kommt, dass Achsen, die nicht auf Einer Seite Blüten tragen — wie das ja von der Spiraltheorie selbstverständlich vorausgesetzt wird — verschmelzen, das hat Eichler auch hier nicht näher angegeben. Wie schon bei Dorstenia hervorgehoben wurde, ist diese Vorstellung in der That unvollziehbar und, wie auch hier die Entwicklungsgeschichte nachweist, mit den Thatsachen durchaus im Widerspruch. Die Inflorescenzanlagen stehen auch hier entweder zu zweien, oder einzeln je mit einer Laubknospe in der Achsel eines Laubblattes. Eichler erklärt dies Verhältniss auch hier dahin, dass die Inflorescenz aus dem Vorblatte des Laubknöspchens entspringe. Die thatsächlichen Verhältnisse sprechen gegen diese Deutung. Wie bei Urtica erscheint auch hier in der Blattachsel ein wenig sich über dieselbe erhebender Wulst, die Anlage zu Inflorescenz und Laubknospe. Das nächste Stadium ist nämlich das, dass dieselbe durch eine seichte Einschnürung in zwei ungleiche Hälften getrennt erscheint, von denen die eine kleinere zur Laubknospe, die größere zur Inflorescenz wird. Erst später treten die Blätter auf, und zwar beide quer zum Tragblatt. Das an der Inflorescenz stehende Blatt gehört also dieser selbst an, ist nicht α-Vorblatt des Laubknöspchens. Die zwei nächsten an der Inflorescenzanlage auftretenden Blätter bilden dann mit dem ersten zusammen die Schuppen, die am Grunde der Inflorescenz inserirt sind. Der Vegetationspunkt derselben hat zu dieser Zeit flach gewölbte Gestalt, er bildet eine Anzahl von Blättern. Die drei erst gebildeten Blätter bleiben am Grunde inserirt. Nachdem der Vegetationspunkt einige Blätter hervorgebracht hat, hört die apicale Partie desselben auf, als Vegetationspunkt thätig zu sein. Seine gewölbte Oberfläche geht in eine ebene über, die späterhin nur eine Verbreiterung erfährt. Dagegen tritt an der Insertionsstelle der Blätter eine neuer, intercalarer Vegetationspunkt auf, der die Gestalt eines Ringes hat, oder mit anderen Worten eine peripherische Zone des ursprünglichen Vegetationspunktes behält die Beschaffenheit desselben bei. Dadurch wird die Bildung des »Blütenbechers« eingeleitet. Durch die Thätigkeit dieses intercalaren Vegetationsgürtels wird eine den Vegetationspunkt umgebende Röhre gebildet, deren Boden eben die Oberfläche des ursprünglichen Vegetationspunktes ist. Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die vor dem Auftreten des intercalaren Vegetationsgürtels gebildeten Blätter den obersten Theil dieser Röhre einnehmen müssen. Außer diesen Blättern werden aber in der Röhre neue gebildet, und zwar in gegen den Grund des Bechers fortschreitender Reihenfolge. Dies sind

Digitized by Google

die Blätter, welche späterhin den Eingang des Blütenbechers auskleiden. Payer bezeichnet sie als Brakteen. Diesen Namen verdienen sie indess nicht, denn in ihren Achseln stehen eben so wenig Blüten wie in denen der randständigen Blätter von Dorstenia. Es braucht wohl kaum hervorgehoben werden, dass von Verwachsung bei Bildung des Blütenbechers keine Rede sein kann. Die Ansicht, welche die Feige aus mehreren Cymenzweigen verwachsen sein lässt, ist mithin ebenso unrichtig, als die früher von Link aufgestellte (phil. bot. Ed. I. II. 75), dass die Feige aus verwachsenen Unterkelchen (unterständigen Fruchtknoten) entstehe. Der intercalare Vegetationsgürtel tritt vielmehr, so weit die Beobachtungen reichen, am ganzen Umfang des primären Vegetationspunktes gleichzeitig in Thätigkeit. Hier von einer congenitalen Verwachsung wirtelförmig stehender Zweige zu reden, ist nach der ganzen Configuration des Vorganges unmöglich. Schon wenn der Blütenbecher kaum angelegt ist, treten die ersten Blüten auf. (Payer's Angabe l. c. pag. 286: »quand toutes les bractées qui forment l'ouverture de la Figue sont formées, on voit au fond de cette Figue — un grand nombre de mamelons — habe ich demnach nicht bestätigt gefunden.) Sie bilden sich auf dem Grunde des Bechers, also auf der aus dem primären Vegetationspunkt hervorgegangenen Fläche. Die ersten treten auf der Mitte derselben auf, und die Anlage der folgenden schreitet von hier aus nach allen Seiten fort. So wird zunächst der Grund des Blütenbechers mit Blüten besetzt, dann die Innenfläche der Röhre desselben. Die Entwicklungsfolge der Blüten schreitet hier also von unten nach oben fort. Der intercalare Vegetationsgürtel rückt in dem Maße, als die Röhre des Bechers höher wird, nach oben, er liegt unter den jüngsten Hüllblättern. Die Entwicklungsfolge der Hüllblätter ist nach dem Obigen offenbar der Richtung nach der der Blüten gerade entgegengesetzt, die einen entstehen von oben nach unten, die andern von unten nach oben. Dieser eigenthümliche, von der gewöhnlichen »acropetalen« Anlegung von Organen abweichende Entwicklungsgang war es, der Eichler (a. a. O.) zur Auffassung der Feige als »Cyme« veranlasste. In Wirklichkeit liegt aber, abgesehen von dem erwähnten Auftreten intercalirter Blütenanlagen gar keine Abweichung von der gewöhnlichen Entstehungsfolge seitlicher Organe vor. Ausgehend von der bei den Kormophyten und den meisten Thallophyten gewöhnlichen Thatsache, dass der Vegetationspunkt eines Organs apical an demselben liegt, und die jüngsten seitlichen Organe dem Vegetationspunkt zunächst liegen, nannte man die Entstehung derselben eine »acropetale«. Dieser Ausdruck ist aber eben nur für den Fall gültig, dass der Vegetationspunkt wirklich apical ist, was zwar, wie erwähnt, das häufigste, aber durchaus nicht das allgemeine Vorkommen ist. Die Entwicklungsfolge, dass die jüngst entstandenen Organe dem Vegetationspunkt zunächst stehen, ist die normale aber auch für die Fälle, wo der Vegetationspunkt nicht apical liegt, sondern basal

Digitized by Google

oder intercalar. Für diesen Fall ist der Ausdruck »acropetale« Entstehungsfolge ungiltig. Um eine ganz allgemeine Bezeichnung zu haben, wähle ich desshalb die Bezeichnung progressive Entwicklungsfolge, bei welcher die Entstehungsfolge der Organe gegen den Vegetationspunkt hin gerichtet ist, im Gegensatz zur intercalaren, wo Sprossungen an beliebigen Stellen, an denen gerade Platz ist, entstehen. Bei einem intercalar gelegenen Vegetationspunkt nun können natürlich Sprossungen in progressiver Folge nach zwei Richtungen hin entstehen, ähnlich wie vom Cambium der Gymnospermen und Dikotylen Zellen nach zwei Richtungen hin abgeschieden werden. Am einfachsten tritt dies hervor bei manchen Phaeosporeen, wo die theils intercalare, theils basale Lage des Vegetationspunktes zuerst von Janczewski erkannt wurde [1]). Für Giraudia sphacelarioïdes habe ich sodann nachgewiesen [2]), dass der Vegetationspunkt ursprünglich apical liegt und dann intercalar wird, indem die Spitze des Zellfadens, aus dem eine frons von Giraudia zu dieser Zeit besteht, in Dauergewebe verwandelt wird, während ein intercalar gelegenes Stück die embryonale Beschaffenheit beibehält, d. h. Vegetationspunkt wird. Wie die Figur 19 (a. a. O.) zeigt, entstehen, von diesem intercalaren Vegetationspunkte ausgehend, in progressiver Reihenfolge neue Organe, Thalluszweige und Rhizoïden. Ob die Auszweigungen von Ectocarpus (von der Fadenspitze an gerechnet) oberhalb oder unterhalb des Vegetationspunktes entspringen, das hängt ganz von dessen Lage ab. Ist er, wie dies bei Seitenzweigen öfters vorkommt, ganz basal, so entspringen die Seitenzweige nächst niederer Ordnung in »basipetaler« Anordnung, d. h. die jüngsten stehen dem hier basalen Vegetationspunkte zunächst. Die Hauptachsen dagegen haben einen intercalar gelegenen Vegetationspunkt, an dem die Seitenäste in »acropetaler« Reihenfolge entspringen. Es ist hier also ein und derselbe Vorgang, der oben als der der progressiven Reihenfolge seitlicher Organe bezeichnet wurde, mit zwei ganz verschiedenen Namen, die einen ganz verschiedenen Vorgang bezeichnen sollen, belegt, was

1) Janczewski, Observations sur l'accroissement du thalle des Phéosporées, Mém. de la soc. n. d. sc. n. de Cherbourg 1875.

2) Goebel, Zur Kenntniss einiger Meeresalgen, Bot. Ztg. 1878, No. 12 u. 13. Dasselbe gilt für alle von mir untersuchten Ectocarpeen; Ectocarpus, Elachistea, die aufrechten Äste von Myrionema, ferner für die unzweifelhaft zu den Ectocarpeen gehörigen Liebmannia, Mesogloea, Castagnea. Die Wurzelfäden von Ectocarpus und die Hauptstämme der kriechenden Formen (z. B. bei dem früher als Streblonema abgetrennten Ectocarpus) haben indess einen dauernd apicalen Vegetationspunkt. Die Zellenzahl der oben erwähnten intercalaren Meristemregion ist eine nach den verschiedenen Arten wechselnde, bei Ectocarpus finde ich in Übereinstimmung mit Janczewski 10—18 Meristemzellen, bei den Haaren von Lithosiphon pusillus ist es Eine Zelle, von der aller Nachschub von Zellen ausgeht, diese Zelle ist die Basalzelle des Haares, also, wenn man will, eine basale Scheitelzelle. Und zwar tritt dies Verhältniss schon beim zweizelligen Haar hervor. Die über der Basalzelle gelegenen Haarzellen verlieren sehr bald ihren Plasmainhalt.

Digitized by Google

jedenfalls als eine Unzuträglichkeit bezeichnet werden muss, ganz abgesehen davon, dass auch die Wortbedeutung des Terminus »acropetal« in vielen Fällen nicht zutrifft. Nicht unerwähnt will ich lassen, dass zwischen die in progressiver Reihenfolge entstandenen Zweige oft neue eingeschaltet werden, so z. B. bei Ectocarpus pusillus, übrigens auch sonst bei manchen Fadenalgen. Der Unterschied des intercalaren Vegetationspunktes der Ficusinflorescenz von dem der eben erwähnten Phaeosporeen besteht nur darin, dass bei Ficus eine Zeit lang (da die Bildung neuer Hüllblätter bald aufhört) nach zwei Richtungen hin vom Vegetationspunkt aus neue Organe gebildet werden, nach oben hin Blätter, nach unten Blütenanlagen. Zwischen diese in progressiver Reihenfolge entstandenen Blütenanlagen werden wie bei Dorstenia neue regellos eingeschaltet, für Ficus carica hat schon Payer (a. a. O.) dies Verhältniss angegeben, dies sind die intercalirten. Es ist, wie es scheint, eine allgemeine Eigenschaft intercalirter Vegetationspunkte (auf deren scharfe Unterscheidung von intercalirten Organanlagen ich wohl kaum hinzuweisen brauche), dass sie nur kurze Zeit Zeit thätig sind. Bei Giraudia und den Ectocarpeen hört ebenso wie bei Ficus die Thätigkeit der intercalaren Vegetationszone auf, sie verwandelt sich in Dauergewebe. Eine »basipetale« Entwicklungsfolge von Organen ohne basalen Vegetationspunkt gibt es wie es scheint nicht, es fällt somit dieser Ausdruck ebenso wie der »acropetale« bei Anwendung des allgemeinen der progressiven Entwicklungsfolge hinweg. Es möge gestattet sein, hie rnoch auf einige Fälle von intercalaren Vegetationspunkten mit progressiver Entwicklungsfolge von seitlichen Organen bei Angiospermen hinzuweisen. So bei Aristolochia Sipho und Clematitis. Wie Warming für erstere gezeigt hat (Forgreningsforhold Tab. 11, Fig. 14—16), entstehen die in Mehrzahl über einander stehenden Sprosse aus einem Gewebepolster. In seiner Abhandlung »über Pollenbildende Phyllome und Kaulome« [1]) sagt derselbe Autor, dass man bei Aristolochia Sipho fast an die Bildung wirklicher Schwesterknospen glauben müsse. Die einseitige Axillartheorie gestattet nämlich ein Übereinanderstehen mehrerer Knospen in Einer Blattachsel nur dann, wenn dieselben als aus Verzweigung der ursprünglichen einzigen Achselknospe entstanden gedeutet werden. So ist es auch in manchen Fällen [2]), z. B. bei Cuscuta, bei andern aber ist der Vorgang ein anderer. Ich habe denselben untersucht bei Aristolochia Sipho und Clematitis, Menispermum canadense und Sambucus nigra. Die Thatsache ist einfach die, dass in der Blattachsel, wo sonst ein Spross sich befindet, das Gewebe des Stammvegetationspunktes eine Zeit lang im Zustande des Vegetationspunktes verharrt, und eine Anzahl von Knospen in progressiver Reihenfolge bildet.

---

1) In Hanstein, Bot. Abhandlungen Bd. II, pag. 55.

2) Vgl. Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Cusculeen in Hanstein's Botan. Abhandl. Taf. 3, Fig. 22—24.

Das »Gewebepolster« geht eben aus der Thätigkeit jenes intercalaren Vegetationspunktes hervor. Dass aus demselben die einzelnen Sprossanlagen gesondert hervorgehen, zeigt jeder gelungene mediane Längsschnitt aufs Allerdeutlichste. Dies Verhältniss mit Warming etwa dahin zu erklären, dass die ursprüngliche Achselknospe ins Gewebe eingesenkt sei und sich verzweige, das ist eine Vorstellung, die zu discutiren völlig überflüssig erscheint. Der Vegetationspunkt liegt an der Blattbasis, die jüngsten Sprosse also derselben zunächst. Es werden deren bei Aristolochia Sipho und Menispermum canadense eine größere Anzahl (bis 7), bei Sambucus nigra meist nur zwei gebildet, die am fertigen Aste oft mehrere Millimeter aus einander gerückt erscheinen. Bei Aristolochia Clematitis stehen die Blüten (und theilweise vegetativen Sprosse) in den Blattachseln in zwei Reihen zickzackförmig angeordnet. Wydler und Warming (nach einem Citate in Eichler, Blütendiagr. II, pag. 534) halten diesen Sprosscomplex für einen Wickel. Wie Eichler (a. a. O.) mit Recht hervorhebt, ist diese Vorstellung, schon um der Analogie mit Aristolochia Sipho willen, eine unwahrscheinliche. Und in der That findet, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, auch in beiden Fällen ganz derselbe Vorgang statt. Die Blüten gehen nicht, wie Warming und Wydler wollen, aus einander hervor, sie entstehen gesondert aus dem intercalirten Vegetationspunkt, auch hier in progressiver Reihenfolge. Der Unterschied von A. Sipho ist nur der, dass hier zwei Reihen statt einer auftreten. Dies Verhältniss kann aber nicht mit Eichler aus einer — nur ideellen — Verschiebung »ursprünglich serialer Beisprosse« erklärt werden. Schon a priori ist kein Grund einzusehen, warum statt Einer Reihe nicht zwei Reihen von Organanlagen sich bilden sollten, dass dieselben zufällig die Zickzackstellung zeigen, wie sie z. B. den doch gewiss nicht als »Wickel« aufzufassenden Archegonien von Marchantia polymorpha eigen ist[1]), das thut doch nichts zur Sache. Vielmehr zeigt die Entwicklungsgeschichte auch hier, dass die Blütenanlagen abwechselnd rechts und links aus dem breiten Gewebepolster entspringen. Die beiden jeweils jüngsten Blütenanlagen sind von einander entfernt durch eine relativ breite Furche, die Blüten haben also schon im status nascendi ihre spätere Stellung. Seitlich unten an derselben befinden sich kleine Blättchen, die man aller Analogie nach als Brakteen zu bezeichnen haben wird. In der That ist ja nicht einzusehen, warum nicht an aus einem intercalirten Vegetationspunkte hervorgegangenen Sprossanlagen ebensogut Brakteen sich finden sollten, wie an solchen, die einem apicalen Vegetationspunkt ihre Entstehung verdanken. Intercalirte Vegetationspunkte, die nur Blattgebilde produciren, kommen nach Hofmeister[2]) bei Blüten vor. Eichler (a. a. O. I, pag. 51) hat sich hier der Hofmeister'schen

1) Vgl. die Abbildung in Sachs' Lehrbuch 4. Aufl. pag 355, Fig. 243 *B*.

2) Allgemeine Morphologie pag. 462.

Digitized by Google

Anschauung angeschlossen, wenn er aber von einer »acrofugalen« Anlegung von Blüten spricht, so bezieht er die Entstehungsfolge derselben auf die Achse der Blüte, statt auf den (intercalirten) Vegetationspunkt, an welchem die Blüten progressiv entstehen. Ich verweise betreffs der Verhältnisse an Blüten auf eine spätere Publication und bemerke, von den intercalirten Vegetationspunkten zu den intercalirten Sprossungen übergehend, dass solche, auch abgesehen von den oben genannten Fällen, nicht allzuselten sind. So an den Placenten einiger Papaveraceen, wie z. B. Glaucium luteum. Die Ovula stehen hier in Längsreihen. Die ersten treten auf der Mitte der Placenta auf und stehen dicht gedrängt. Die Placenta verlängert und verbreitert sich nun nach Anlegung der ovula, und dem entsprechend werden zwischen die erst entstandenen ovula neue eingeschaltet. Analog ist es bei Papaver, und wohl bei einer Mehrzahl anderer Pflanzen, während es in andern Fällen auch hier (z. B. bei Nicotiana) bei der einmal vorhandenen Anordnung bleibt.

Das Auftreten eines intercalirten Vegetationsgürtels bei Ficus ist nach dem Obigen kein isolirtes Vorkommniss, es findet ein Analogon bei den Phaeosporeen und Fällen wie Aristolochia etc. und bietet also auch abgesehen von sonstigen entwicklungsgeschichtlichen Daten keinen Anhalt zu der unhaltbaren Bezeichnung der Feige als »Cyme«. Auch ist die Differenz zwischen den Inflorescenzen von Dorstenia und Ficus keine so große, als es anfangs scheinen möchte. Vor Allem haben sie das gemeinsam, dass wie bei Urtica (— allerdings auf verschiedenem Wege —) eine Differenz von Bauch- und Rückenseite auftritt, indem nur auf Einer Seite (— bei Dorstenia nach der obigen Terminologie auf der Bauch-, bei Ficus auf der Rückenseite —) Blüten entwickelt werden. Der ursprüngliche Vegetationspunkt der Inflorescenz hat bei Dorstenia wie bei Ficus nur eine kurz andauernde Thätigkeit. Die Weiterentwicklung geschieht bei Dorstenia durch die Bildung und eigenthümliche Verzweigung der Vegetationsfläche, bei Ficus durch den intercalaren Vegetationsgürtel. Dass beide Inflorescenzen das Auftreten intercalirter Blüten gemein haben, wurde schon erwähnt. Auch in den Blattbildungen herrscht Analogie, hier wie dort entstehen am Rande der Inflorescenz eigenthümliche Hüllblätter, die mit den Blüten in keiner morphologischen Beziehung stehen. Das Abortiren der Deck- und Vorblätter an den Einzelblüten lässt sich vielleicht mit Eichler durch die dichtgedrängte Stellung der letzteren veranlasst denken. Bei vielen Papilionaceenblütenständen (z. B. Vicia Cracca s. u.) sind die Blüten indess im Jugendzustand, um den es sich hier ja allein handeln kann, viel dichter gedrängt, ohne dass die Brakteen abortiren. Wohl aber ist es ein Ausdruck des thatsächlichen Verhältnisses, wenn man sagt, dass die Function der Brakteen, nämlich der Schutz der Blüten etc., übernommen wird durch die randständigen Blattgebilde, die bei Ficus den Eingang der Feige versperren, bei Dorstenia aber sich dicht über den Blütenkuchen herlegen.

Digitized by Google

Brakteen, wie Eichler meint (a. a. O. II, pag. 59), sind diese Hüllblätter aber nach dem Obigen sicher nicht. — Eine Vergleichung der drei oben geschilderten Inflorescenzen von Urtica, Dorstenia und Ficus mit denen anderer Pflanzen aus demselben Verwandtschaftskreise liegt außerhalb des Zieles dieser Arbeit, ich hoffe dieselbe an einem andern Orte nachtragen zu können, in Verbindung mit der Schilderung einiger anderer interessanter Verzweigungsformen.

Eine Familie, bei der dorsiventrale Inflorescenzen in weiter Verbreitung vorkommen, sind die Papilionaceen. Dieselben besitzen bekanntlich Blütenstände, die als Köpfchen und Trauben zu bezeichnen sind, neben diesen aber auch andere, hier zu beschreibende. Es sind dies die als »einseitswendig« gedeuteten Papilionaceeninflorescenzen. Dieser Ausdruck trifft nur für eine sehr kleine Minderzahl von Papilionaceeninflorescenzen wirklich zu. Hedysarum sibiricum z. B. ist eine Pflanze, bei der wie bei Digitalis, Pyrola etc. die Inflorescenz durch Torsion der Blütenstiele aus einer allseits- zu einer einseitswendigen wird. Für die große Mehrzahl der als einseitswendig bezeichneten Papilionaceeninflorescenzen ist diese Bezeichnung, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, durchaus unrichtig. Dieselbe zeigt vielmehr auch hier, dass die von manchen Morphologen so häufig supponirte Discordanz zwischen der Anlegung und dem fertigen Zustande in den meisten Fällen gar nicht vorhanden ist, was für andere Fälle schon Eichler betont hat.

Die Insertion der Blüten auf Einer Seite der Inflorescenzachse, die bei Vicia, Lathyrus, Orobus sofort in die Augen fällt, ist nicht eine secundäre, durch Drehung oder Verschiebung hervorgerufene, sondern eine ursprüngliche. Die erste richtige Angabe darüber findet sich bei Hofmeister (allg. Morphol. pag. 603). Er gibt für Vicia Cracca und atropurpurea die »einseitige« Anlegung der Blüten an, allerdings nur kurz, und in nicht eben sehr klarer Fassung. Seine Angabe ist denn auch, wie es scheint, völlig unbeachtet geblieben. Eichler erwähnt in seinen Blütendiagrammen das Vorkommen der »einseitswendigen« Inflorescenzen überhaupt nicht, ohne Zweifel, weil diese Eigenschaft, wenn sie — wie Eichler mit Wydler wohl angenommen hat — vorhanden wäre, kein für die Papilionaceen besonders charakteristisches Merkmal ausmachen würde. Allein auch Dutailly, dem man eine ausführlichere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über die Papilionaceen verdankt [1]), citirt die Hofmeister'sche Angabe nicht. Weitere entwicklungsgeschichtliche Angaben über diesen Gegenstand sind mir nicht bekannt geworden. Indem ich daher ein für allemal auf die Abhandlung Dutailly's verweise, gebe ich im Folgenden die Resultate meiner eigenen Untersuchungen.

1) Dutailly, Observations organogéniques sur les inflorescences unilatérales des Légumineuses; in Association française pour l'avancement des sciences, congrès de Clermont-Ferrand 1876.

Digitized by Google

Fasst man alle Vorkommnisse bei den Papilionaceen zusammen, so lassen sich drei Kategorien bei den Inflorescenzen derselben unterscheiden: solche, die radiär angelegt sind, und sich auch radiär ausbilden, also die gewöhnliche Form, die hier unberücksichtigt bleibt (Beispiele: Cytisus, Robinia u.a.); solche, die einseitig angelegt sind und später radiär werden, und solche, die dorsiventral angelegt sind und dorsiventral bleiben. Da die letzteren die übersichtlichsten Fälle darbieten, und sich überdies unmittelbar an die Verhältnisse bei Zostera, Urtica etc. anschließen, so beginne ich mit der Schilderung derselben. Die folgenden Angaben beziehen sich zunächst auf Lathyrus rotundifolius.

Die Inflorescenz steht bekanntlich in der Achsel eines Laubblattes. Das später namentlich bei vielen Viciaarten so deutliche Verhältniss, dass die Inflorescenz nicht vor der Mediane des Tragblattes steht, tritt schon bei der Anlage hervor (S. Fig. 13 u. 14, von Vicia Cracca). Die junge Inflorescenzachse ist nach der einen Stipula hin gerückt. Denkt man sich die Inflorescenzachse durch eine auf der Rückenfläche (s. u.) senkrechte Ebene halbirt, so würde diese durch den Raum zwischen Laubblatt und der einen Stipula gehen. Die der Hauptachse zugekehrte Seite der Inflorescenzachse ist von Anfang an etwas abgeplattet, und liegt der ersteren ziemlich dicht an. Diese Seite, die Rückenseite, producirt nie Blüten, diese stehen ausschließlich auf der Bauchseite. Die letztere ist gewölbt, indess schwächer als die concave Wölbung des Deckblattes, resp. der Stipula, der sie anliegt. Bei der genannten Species erscheinen auf der Bauchseite drei Longitudinalreihen von Blüten: zwei an den Seiten und eine in der Mitte. Die Entwicklungsfolge ist eine progressive (»acropetale«), auf das Nähere soll unten bei Vicia Cracca eingegangen werden. Der Vegetationspunkt der jungen Inflorescenz ist breit und wie die ganze Inflorescenz auf der Rückenseite abgeplattet. Er übertrifft an Umfang weit die sich bildenden Blütenanlagen. Späterhin, beim Erlöschen der Blütenbildung wird der Vegetationspunkt schmäler und mehr cylindrisch. Betrachtet man ihn in diesem Stadium sammt der jüngsten auf seiner Rückenfläche stehenden Blütenanlage (Fig. 17), so sieht es aus, als ob eine Dichotomie des Vegetationspunktes stattgefunden hätte, und der eine der beiden Gabeläste zur Blüte geworden wäre. Dies ist indess nicht der Fall, und das ganze Verhältniss wurde hier überhaupt nur wegen anderer, bei den Boragineen zu besprechender Verhältnisse angeführt, da es zeigt, dass eine annähernd gleiche Größe von Tochterspross und Vegetationspunkt der Hauptachse noch nicht berechtigt, von einer Dichotomie zu sprechen.

Die Inflorescenz hat von Anfang an eine geneigte Richtung. Sie ist auf der Bauchseite convex, auf der Rückenseite concav. Späterhin gleicht sich dies Verhältniss aus, die Spindel der fertigen Inflorescenz ist gerade, der Vegetationspunkt derselben ist als Spitzchen zwischen den obersten Blüten erkennbar.

Wydler (Flora 1860, pag. 94), der überhaupt allgemein die einseitigen, nach dem Obigen dorsiventralen Inflorescenzen der Papilionaceen als einseitswendige bezeichnet, sagt von Lathyrus pratensis, der sich ganz wie L. rotundifolius verhält, die Stellung der Blüten sei schwer zu entziffern („schien mir manchmal $^5/_7$"). Hat man erkannt, dass die Blüten nur auf Einer Seite der Inflorescenzachse stehen, so folgt daraus, dass die Bezeichnung der Divergenz überhaupt nicht thunlich ist. Der Umfang des Mutterorgans — hier der Inflorescenzachse — müsste, um eine solche Bezeichnung zu ermöglichen, cylindrisch sein. Anzugeben, um den wie vielten Theil der Oberfläche der Bauchseite die Blüten von einander divergiren, hätte aber offenbar keinen Sinn, das ganze Verhältniss lässt sich eben überhaupt nicht in das gewöhnliche Stellungsschema einzwängen.

Lathyrus rotundifolius wurde als erstes Beispiel gewählt, weil die Reichlichkeit der Ausstattung der Blütenachse mit Blüten hier gewissermaßen die Mitte hält zwischen zwei Extremen, die bei anderen, ebenfalls dorsiventralen Inflorescenzen der Papilionaceen vorkommen. Das eine davon ist eine starke Reduction der Blüten auf zwei, ja auf eine. Ersteres ist der Fall z. B. bei Lathyrus roseus, letzteres bei Pisum, Ononisarten etc. Es ist übrigens zu bemerken, dass innerhalb ein und derselben Species die Blütenzahl an der Inflorescenzachse großen Schwankungen unterworfen ist. So hat z. B. Vicia Faba gewöhnlich zwei Längsreihen von Blüten auf der Bauchseite seiner Inflorescenzachse, nicht selten findet man an derselben aber überhaupt nur zwei bis drei Blüten. Eine große Anzahl von Blüten dagegen findet sich bei manchen Viciaarten, z. B. Vicia Cracca und der nahestehenden Vicia Fontanesii. Während bei Lathyrus rotundifolius, Orobus vernus u. a. gewöhnlich drei Reihen von Orthostichen auf der Bauchseite sich finden, sind es bei normalen kräftigen Inflorescenzen von Vicia Cracca deren meist fünf. Bauch- und Rückenseite der Inflorescenzachse sind bei V. Cracca im fertigen Zustand flachgedrückt, der Längsdurchmesser des Querschnitts übertraf bei den untersuchten Exemplaren den Querdurchmesser um das 5 — 6fache.

Bei den dichtgedrängten Blüten der genannten Viciaarten tritt die Anordnung der Blüten in Orthostichen zurück gegen die in Parastichen (vgl. Fig. 19). Besonders deutlich sind zwei, ein steiles und ein weniger steiles, natürlich sich kreuzende Parastichensysteme ausgeprägt. Dieselben sind an jugendlichen Inflorescenzen, ehe durch die nachträgliche Streckung der Inflorescenzachse die Blüten aus einander gerückt werden, kaum weniger deutlich, als die an einem Tannenzapfen. Dabei braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass die Parastichen im vorliegenden Falle annähernd gerade Linien sind, es handelt sich ja um Blüten, die auf Einer Seite inserirt sind, die man ohne großen Fehler als Ebene betrachten kann. Es lässt sich in der That kaum ein eclatanterer Beweis dafür denken, dass die regelmäßige Anordnung der Blüten in Parastichen und Orthostichen

Digitized by Google

mit ihrer angenommenen, einer Spirale folgenden Entstehungsfolge gar nichts zu thun hat. Es würde dieser eine Fall genügen, um zu zeigen, dass der Schluss von der regelmäßigen Stellung seitlicher Gebilde an einer Achse auf die spiralige Entstehung derselben, wie ihn die Gründer der Blattstellungtheorie gemacht haben, ein in der Natur nicht begründeter ist. Bei dem einseitigen Blütensysteme von Vicia Cracca kann natürlich von einer Spirale nicht die Rede sein. Verfolgt man eine beliebige Parastiche, so ist die oberste Blüte derselben die jüngste. Ebenso ist es mit jeder Orthostiche. Das Einzige, was sich über die Reihenfolge der Blüten aussagen lässt, ist, dass dieselbe eine progressive ist, d. h. die jüngsten dem Scheitel zunächst stehen. Es ist also klar, dass man hier ganz die Wahl hat, ob man die Para- oder Orthostichen als die »genetischen Linien« bezeichnen will, und eine einfache Überlegung zeigt, dass dies Verhältniss nicht geändert würde, wenn Para- und Orthostichen auch auf die Rückenseite der Inflorescenzachse sich fortsetzen würden, d. h. die Inflorescenz radiär wäre (vgl. das unten über Trifolium pratense Gesagte). Auf den jugendlichsten Stadien der Inflorescenz kann man übrigens nur die Orthostichen als genetische Linien bezeichnen. Die dem Rande der Inflorescenz näher stehenden Blütenreihen eilen nämlich den in der Mitte der Inflorescenzachse stehenden in der Entwicklung voraus, namentlich auf der der Stipula zugekehrten Seite, so dass also auf diesem Stadium z. B. auf einer von links nach rechts ansteigenden Parastiche die Altersfolge die ist, dass die mittleren Blüten die jüngsten sind. Später gleicht sich das Verhältniss wieder aus; es finden aber auch zwischen den Orthostichen auf der Inflorescenzachsenmitte Ungleichheiten statt, indem einzelne derselben in der Anlage von Blüten näher zum Scheitel vorgerückt sind, als andere. Die spiralige Entstehungsfolge wäre also nicht einmal dann mehr zu retten, wenn man — was gänzlich unberechtigt wäre — auf der Rückenseite der Anlage nach vorhandene, aber abortirte Blüten annehmen wollte. Zugleich aber ist das ganze Gebilde ein sehr klares Beispiel für die Schwendener'sche Anschlusstheorie. Schwendener hat bekanntlich gezeigt, dass bei directem Anschluss der seitlichen Organe im Pflanzenreich und übereinstimmender oder gleichmäßig zunehmender Größe derselben nothwendig Systeme von Schrägzeilen erscheinen (Schwendener a. a. O.). Dass der directe Anschluss bei den Blütenanlagen von V. Cracca vorhanden ist — davon kann man sich ohne Weiteres überzeugen (vgl. Fig. 19). Dieselben schließen so enge an einander, dass sie durch gegenseitigen Druck theilweise polyëdrisch werden. Auch die Forderung gleicher Größe trifft zu, nur schienen mir die ersten auf der Inflorescenzachse auftretenden Blüten in der Anlage größer zu sein, als die später gebildeten. Doch habe ich auf diesen Punkt keine specielle Aufmerksamkeit gerichtet. Schwendener (a. a. O. pag. 53 u. 54) hat schon auf entwicklungsgeschichtliche Fälle aufmerksam gemacht, welche die Annahme einer Grundspirale unmöglich erscheinen lassen. Er

Digitized by Google

betont, dass auf dem Blütenboden von Helianthus keineswegs immer die ersten Blütenanlagen im ganzen Umkreise gleichzeitig erscheinen. »Es kann vorkommen, dass auf der einen, durch irgend welche Einflüsse begünstigten Seite, bereits drei bis vier Reihen angelegt sind, während auf der andern Seite noch kaum die ersten Andeutungen von Blüten zum Vorschein kommen.« Dieser Fall ist, wie ich mich überzeugt habe, keineswegs selten. Es soll unten bei Trifolium pratense ein Vorgang geschildert werden, wo dies Verhältniss constant und zwar in viel größerem Maßstabe als bei Helianthus auftritt.

Schwendener macht ferner aufmerksam auf die Thatsache, dass die Basalpartie mancher Aroideenkolben, deren eine Seite man als mit der Spatha verwachsen bezeichnet, nur auf der freien Seite Sprossungen zeige, hier aber in gleicher Weise wie anderwärts. Vicia Cracca zeigt dies Verhalten, wie erwähnt, auf seiner ganzen Inflorescenz, und es ist dieser Fall somit jedenfalls ein noch schlagenderer, als der von Schwendener ebenfalls angeführte, dass auf jungen Placenten ähnliche Schrägzeilen zu Stande kommen.

Es ist eine unabweisbare Folgerung, die Schwendener ausspricht, wenn er sagt (a. a. O. pag. 54): »Man ersieht aus alldem, dass die Spirale bloß etwas willkürlich in die Pflanze Hineingedachtes, nichts thatsächlich Vorhandenes ist.« — Die Anhänger der Spiraltheorie könnten nun etwa annehmen, es seien die sämmtlichen Blüten von V. Cracca auf der Rückenseite fehlgeschlagen. Damit wäre die Spirale als ideelles, die Sprossungen regelndes Princip festgehalten, freilich aber auch eine rein willkürliche, durch keinerlei positive Gründe zu stützende Annahme gemacht. Diese ist nun, wie es scheint, nicht aufgetreten, sondern man hat die Spirale auf andere Weise zu retten gesucht. Wydler (a. a. O. pag. 90) sagt nämlich vom Blütenzweig: Dieser ist an der Basis schwielig, so weit er ohne Blüten, walzlich, wo er Blüten trägt, wird er kantig und ist stark verbreitert, was die Einseitswendigkeit der Blüten bedingt, die alle auf die vordere Seite zu stehen kommen.« Dieser Satz geht also von zwei Annahmen aus, einmal der, dass die Inflorescenz ursprünglich radiär war, d. h. auf allen Seiten Blütenanlagen trug, und zweitens der, dass durch eine »Verbreiterung der Blütenachse« die Blüten dann auf eine Seite gerückt worden seien. Fasst man zunächst die letztere Annahme ins Auge, so ist vor Allem zu bemerken, dass sie an dem Fehler großer Unbestimmtheit leidet. Man kann sich die Blütenachse einer radiären Papilionaceeninflorescenz, z. B. die von Robinia Pseudacacia, so breit denken, als man will, die Blüten werden trotzdem immer auf beiden Seiten derselben, resp. auf allen stehen. Man müsste also die Wydler'sche Vorstellung dahin präcisiren, dass man sagt, an der ursprünglich radiären Inflorescenz habe ein schmaler Längsstreif auf der Rückenseite ein excessives Breitenwachsthum erfahren, es sei hier also gewissermaßen die später

Digitized by Google

blütenleere Stelle (die ganze Rückenseite der fertigen Inflorescenz) eingeschaltet worden. Das Unnatürliche, ja theilweise Unmögliche der Durchführung einer solchen Vorstellung leuchtet schon a priori ein. Ihre gänzliche Unhaltbarkeit ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, auf die ich desshalb hier kurz zurückkomme. Eine ausführlichere Darlegung derselben ist desshalb überflüssig, weil der Entwicklungsgang mit Ausnahme eines ganz unwesentlichen Punktes vollkommen mit dem von Lathyrus übereinstimmt. Die Gestalt der Inflorescenzachse ist schon vor der Anlegung von Blüten die, dass die Rückenseite abgeplattet, die Bauchseite gewölbt ist. Nie, zu keinem Zeitpunkt der Entwicklung erscheinen auf der von Anfang an breiten, flachen Rückenseite Blüten. Damit fallen die beiden Wydler'schen Hypothesen, sowohl die der ursprünglich radiären Anlage, als die der nachträglichen Verbreiterung der Inflorescenzachse. Anfangs, vor Anlegung der Blüten, ist die Inflorescenzachse wie bei Lathyrus aufrecht. Während bei letzterer Pflanze später die Rückenseite concav wird, ist sie bei Vicia Cracca convex, die Bauchseite also etwas übergeneigt, manchmal sogar beinahe eingerollt. Wie bei Lathyrus schwindet dies Verhältniss später. Dass die Inflorescenzen nicht vor der Mitte ihrer resp. Tragblätter stehen, tritt auch hier sehr deutlich hervor. Diese Ablenkung von der Medianstellung geschieht bei den successiven Blütenständen nach derselben Kante des Stengels. Die Blätter sind zweizeilig alternirend gestellt.

Betrachtet man also die successiven Inflorescenzen, so sind alle dem Beschauer zu von der Mediane ihres Tragblattes abgelenkt, so dass sich in dieser Bevorzugung der einen Seite eine Hinneigung zur Dorsiventralität auch beim Hauptstamm ausspricht. Die Stengel von Vicia Cracca haben meist eine horizontale Lage, die Inflorescenzen stehen dann alle der Oberseite derselben genähert. Sie richten sich bei Vicia und bei Lathyrus senkrecht auf. Dabei erfahren sie theilweise eine Torsion ihrer Stiele, wodurch die blütentragenden Bauchseiten alle nach Einer Richtung hin gestellt werden. Bei den buschbildenden Lathyrusarten sehen dieselben alle nach der Peripherie des Busches, eine Einrichtung, die offenbar eine für die Befruchtung der Blüten durch Insecten günstige ist.

Außer der Inflorescenz stehen in den Blattachseln noch eine Anzahl Knospen, 1—4, aus welchen sich nicht selten secundäre Inflorescenzen entwickeln. Diese später auftretenden Knospen sind keine Axillarknospen der Inflorescenz, so wenig als dies bei Aristolochia, Menispermum etc. der Fall ist (s. o.), entwickeln sich vielmehr gesondert auf dem Blattgrunde.

Die Verhältnisse, wie sie oben entwicklungsgeschichtlich geschildert werden, sind, wie erwähnt, auch im fertigen Zustande zu erkennen. Bei Vicia Cracca wird dies theilweise dadurch erschwert, dass die Rückenseite jüngerer Inflorescenzen concav ist, wodurch die Thatsache, dass keine Blüten auf derselben stehen, etwas verdeckt wird. Auch bei dem großblütigen

Digitized by Google

Lathyrus tritt durch das Überhängen der Blüten das Verhältniss nicht so deutlich hervor. Bei genauerer Betrachtung ist es aber überall sofort zu erkennen.

Eine bei fast allen der hierhergehörigen Papilionaceen auftretende Erscheinung ist die, dass die Inflorescenzachsen jeweilig den Vegetationspunkt der Hauptachse zur Seite drängen. Die letztere erscheint auch später zickzackförmig nach rechts und links gebogen.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass neben den reichblütigen dorsiventralen Inflorescenzen auch solche sich finden, die nur eine geringe Anzahl von Blüten besitzen. Vicia Faba z. B. bildet einen Übergang zu dieser Gruppe in so fern, als hier nur zwei Blütenreihen auf der Bauchseite auftreten, ja diese diese zwei Blütenreihen sind zuweilen auf zwei Einzelblüten reducirt. Im Übrigen sind hier die Verhältnisse nicht minder klar, als bei den oben geschilderten Formen. Schwieriger erkennbar ist der Sachverhalt bei einigen Formen mit stark reducirter Blütenzahl auf der Inflorescenzachse. Ononis hirta z. B. hat in der Achsel der Laubblätter dreiblütige Inflorescenzen. Die eine Blüte steht scheinbar terminal. An ihrem Blütenstiel befindet sich vorne und hinten je ein brakteenartiges Gebilde, das vordere ist jedoch mehr häutig, während das hintere ein Spitzchen darstellt, eine Form, die allerdings auch vielen rudimentären Papilionaceenbrakteen zukommt. Die scheinbar nächstliegende Auffassung wäre nun die, die terminale Blüte wirklich als Endblüte zu betrachten, zumal da ihr Stiel die directe Fortsetzung des Inflorescenzstieles unterhalb der beiden seitlichen Blüten ist. Macht schon das Vorhandensein der zwei brakteenartigen Gebilde diese Auffassung zweifelhaft, so zeigt die Entwicklungsgeschichte geradezu, dass sie falsch ist. Die Inflorescenz von Ononis hirta ist nämlich ebenso eine dorsiventrale, wie die oben beschriebenen. Man kann sagen, sie ist eine Inflorescenz von Lathyrus rotundifolius, bei der alle drei Reihen je auf Eine Blüte reducirt sind. Jene kleine Spitze unter der scheinbaren Endblüte auf der der Abstammungsachse zugekehrten Seite ist die Endigung der Inflorescenzachse, auf deren Bauchseite die Blüten ganz wie in den obigen Fällen stehen. Die Inflorescenzachse hat hier anfangs eine ganz ähnliche Gestalt wie die von Lathyrus: flache Rücken-, gewölbte Bauchseite und breiter Vegetationspunkt. Unten auf der Bauchseite entstehen zwei Blüten, nahe an den Flanken der Inflorescenzachse. Über der Mitte derselben, direct vor dem Inflorescenzvegetationspunkt, entsteht die dritte Blüte. Sie drängt den Inflorescenzvegetationspunkt zur Seite, derselbe hört auf zu wachsen und nimmt schließlich die Gestalt des obenerwähnten Spitzchens an. Wydler (kleinere Beiträge zur Flora einheimischer Gewächse, Flora 1860, pag. 31) sagt: »sind drei Blüten vorhanden, wie bei Ononis fruticosa und zuweilen Ononis hircina, so stehen die zwei ersten, wie soeben beschrieben (d. h. in den Achseln der »Vorblätter der secundären Achsen«), während die dritte etwas

Digitized by Google

schief nach vorn fällt, und als erstes Glied einer nicht weiter fortgesetzten Spiralstellung zu betrachten ist.« Welche Bewandtniss es mit dieser supponirten Spiralstellung hat, geht aus dem Obigen wohl zur Genüge hervor. Ihr zulieb lässt Wydler die dritte Blüte »etwas schief nach vorne« fallen. Sie steht aber vielmehr genau nach vorne, direct vor dem Inflorescenzachsenende. Wydler's Bezeichnung mag vielleicht dadurch mit veranlasst worden sein, dass die ganze Inflorescenz etwas schief steht, wie dies oben auch für Lathyrus, Vicia etc. angegeben wurde. Dass die beiden Brakteen der Seitenblüten nicht die Vorblätter der Inflorescenzen sind — diese fehlen hier ebenso, wie bei den oben beschriebenen Pflanzen — braucht wohl ebenfalls kaum hervorgehoben zu werden. Die Insertion der Brakteen hätte übrigens eine Andeutung für die richtige Auffassung geben können. Die der Mittelblüte steht nämlich dem abortirten Inflorescenzachsenende gerade gegenüber, die der Seitenblüten dagegen stehen nicht auf der Flanke (wie sie es als Vorblätter müssten), sondern greifen nach der Bauchseite hinüber. Schon bei der in Rede stehenden Ononisart kommt die Reduction der Inflorescenz auf Eine Blüte vor. Die Entstehung und Stellung der letzteren ist dann die, welche oben für die Mittelblüte der dreiblütigen Inflorescenzen angegeben wurde. Bei Ononis repens dagegen, wo nur Eine Blüte in der Blattachsel sich findet, habe ich kein abortirendes Inflorescenzachsenende nachweisen können, und halte demgemäß diese Blüte für eine einfache Axillarblüte des Laubblattes.

Zwischen den drei- und einblütigen dorsiventralen Inflorescenzen findet sich bei andern Papilionaceen noch die Mittelstufe der zweiblütigen. So z. B. bei Ervum Lens. Die zwei Blüten entsprechen hier den zwei unteren Blüten der dreiblütigen Ononisinflorescenz. Eine obere Blüte dem Inflorescenzachsenende gegenüber fehlt hier. Die Inflorescenzachse endigt als lange, kaum zu verkennende Spitze zwischen den beiden auf ihrer Ventralseite stehenden Blüten. (Vgl. Fig. 18.)

Der von Ononis erwähnte Fall, dass nur Eine Blüte auf der Bauchseite der Inflorescenzachse steht, findet sich auch noch bei einer Reihe anderer Formen. So z. B. Pisum sativum. Man erkennt an den Blüten dieser Pflanze seitlich unten ein kleines Zäpfchen, und auf der entgegengesetzten Seite ein häutiges Blättchen. Letzteres ist die Braktee, ersteres das zur Seite gedrängte abortirte Inflorescenzachsenende. Der Vorgang der Blütenbildung ist ein ganz analoger, wie der bei Ononis: auf der Bauchseite der hier klein bleibenden Inflorescenzanlage entsteht ein die ganze Breite derselben einnehmender Höcker. Derselbe ist jedoch zu dieser Zeit noch kleiner, als das breite Inflorescenzachsenende. Das letztere stellt aber nach Anlage des Blütenhöckers sein Wachsthum ein, wird von letzterem zur Seite gedrängt und wird zu dem oben erwähnten Zäpfchen. Nicht selten finden sich auch zwei Blüten an der Inflorescenz von Pisum. Die untere hat zuweilen ein großes, laubiges Deckblatt. Ähnliche Verhältnisse wie

bei Pisum finden sich noch bei einer Anzahl anderer Papilionaceen, z. B. Tetragonolobus siliquosus. Die Blüten stehen hier scheinbar terminal auf einem langen Blütenstiel, unterhalb der Blüte ist ein Laubblatt inserirt. Die mikroskopische Untersuchung lässt auch hier das im fertigen Zustande kaum erkennbare Ende der einblütigen Inflorescenzachse erkennen.

Den bisher beschriebenen einseitigen Trauben reihen sich zunächst an die einseitigen Köpfchen. Solche finden sich z. B. bei Trifolium Lupinaster. Dutailly hat in seiner mehrerwähnten Abhandlung die entwicklungsgeschichtlichen Momente zwar richtig abgebildet, aber nicht naturgemäß beschrieben. Der Vorgang ist kurz folgender. Wie bei allen oben geschilderten Pflanzen erscheint die Inflorescenz auch hier als Achselspross an der Hauptachse. Auch hier ist die Bauchseite gewölbt, die Rückenseite flach. Nur ein relativ unbeträchtlicher Theil der ersteren wird aber zur Blütenbildung verwandt. Es ist dies der obere. Derselbe erfährt schon vor dem Auftreten der Blüten in seinem dem Laubblatte zugewendeten Theil eine Erhöhung. Damit ist der Platz für die Blütenbildung gegeben. Noch ist zu bemerken, dass die Inflorescenzanlage hier vor der Mediane ihres Tragblattes steht. Die erste Blüte erscheint derselben gegenüber, von ihr aus bilden sich dann nach rechts und links in progressiver Reihenfolge weitere. Die ersten Blüten stehen also in Hufeisenform auf dem obern Theile der Bauchfläche, die jüngsten dem Vegetationspunkt zunächst. (Vgl. Fig. 21.) Dutailly a. a. O. pag. 9 sagt von den drei ersten Blüten: »ces trois fleurs réunies déjettent le sommet végétatif, qui cesse d'être terminal, pour devenir nettement latéral«. Dies ist nicht der Fall. Der Vegetationspunkt verändert seinen Platz nicht, sondern es erfolgt nur, wie erwähnt, eine Erhöhung des hinteren, oberen Theiles der Bauchfläche. Vor der ersten hufeisenförmigen Blütenreihe (Fig. 21) tritt dann eine zweite auf u. s. w. Die Rückenseite der Inflorescenz liegt der Hauptachse so dicht an, dass die erstere, der Form der letzteren entsprechend, eine Rinne hat. Der ganze Raum der Oberseite der Inflorescenz wird schließlich von Blüten ausgefüllt. Die ganze Differenz von Vicia und Lathyrus besteht also darin, dass ein besonderer Theil der Bauchfläche es ist, auf dem die Blütenbildung vor sich geht, nicht die ganze unveränderte Bauchfläche selbst, mit Ausnahme des zur Bildung des Inflorescenzstieles verwandten Theiles.

An diesen Fall schließen sich zunächst noch einige, minder übersichtliche an. So Lotus corniculatus und Anthyllis vulneraria. Dass die Inflorescenz von Lotus keine ganz leicht zu verstehende ist, das zeigen schon die verschiedenen Bezeichnungen, die sie erfahren hat. Koch (syn. Flor. Germ.) nennt sie capitulum, Kunth (fl. berolin.) umbella, Reichenbach (fl. excurs.) fasciculus, eine Discordanz der Bezeichnungen, auf die schon Schleiden aufmerksam gemacht hat (Grundzüge 2. Aufl. II, 235). Hippocrepis comosa verhält sich nach Dutailly's Angaben, die ich bestätigt gefunden

Digitized by Google

habe, ganz wie Lotus. Wydler sagt (a. a. O. pag. 60): »Die Blüten dolden häufig fünf-, jedoch an Seitensprossen auch wenigerblütig. Die Blüten stehen in den Achseln eines Hochblättchens, ihre Entfaltung ist einseitswendig nach dem laubigen Vorblatt fortschreitend.« Dieser letztere Punkt ist wichtig, weil er eine Folge des Entwicklungsganges der Inflorescenz ist, aus dem sich ergibt, dass die Bezeichnung als Dolde hier eben so unhaltbar ist, als die der Einseitswendigkeit der Vicia- und Lathyrusinflorescenzen. Die Verhältnisse sind hier nämlich ganz dieselben, wie bei Trifolium Lupinaster, nur dass man sich die Entwicklungsrichtung der Blüten um 90° verschoben zu denken hat, und dass überhaupt nur eine der oben beschriebenen hufeisenförmigen Reihen auftritt. Der Vegetationspunkt der Inflorescenz liegt hier also nicht der Mediane des Tragblattes der letzteren gegenüber, sondern einer Stipula (vgl. Fig. 22). Es lässt sich constatiren, dass dies Verhältniss schon vor Anlegung der Blüten zu Stande kommt.

Am einfachsten lässt es sich bildlich veranschaulichen, wenn man sich den Vegetationspunkt der Inflorescenz als weiche, plastische Masse denkt, auf die von Seite der einen Stipula her ein Druck geübt wird. Dadurch wird die Oberfläche abgeplattet, und zugleich der Vegetationspunkt gegen die andere Stipula hinüber gerückt. Der obere Theil der Bauchseite ragt dann über den unteren, der zum Stiel wird, etwas hervor. Auf dem breiten oberen Theil sprossen die Blüten hervor. Die erste steht dem Vegetationspunkt gegenüber (*b*, Fig. 22), von ihr aus entstehen dann rechts und links auf dem Rande der Oberfläche weitere Blüten, in gegen den Vegetationspunkt gerichteter, progressiver Reihenfolge. Der mittlere Theil der Oberfläche der Inflorescenzachse bleibt bei Lotus und Hippocrepis leer, er trägt nur Haare. Dutailly glaubte bei Hippocrepis den Vegetationspunkt in der Mitte zwischen den dieser Ansicht nach in einseitiger Reihenfolge angelegten Blüten annehmen zu sollen. Dazu ist aber gar kein Grund vorhanden. Schon die Analogie mit Anthyllis würde diese Annahme verbieten, und überdies ist der Vegetationspunkt (*v*, Fig. 22), welcher der einen Stipula des Inflorescenzdeckblattes gegenüber liegt, an der jungen Inflorescenz deutlich erkennbar.

Es rührt diese Anschauung vielleicht daher, dass Dutailly, wie es scheint, nur Oberflächenansichten verwandte, während es zur Erkennung der schwierigen Verhältnisse durchaus nothwendig ist, freipräparirte Sprossenden von allen Seiten zu betrachten. Späterhin entwickelt sich am Stiel, auf der zwischen Vegetationspunkt und der einer Stipula gelegenen Seite jenes Vorblatt der Inflorescenz. Die Blüten haben Brakteen, die, wie bei Papilionaceen gewöhnlich, erst nach Anlegung der ersteren auftreten. Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, dass Lotus sich dem Verhalten von Lathyrus anschließt, indem auch hier die Blüten auf der Bauchseite entstehen. Der Unterschied von Lathyrus besteht vor Allem wieder darin, dass nicht die ganze Bauchseite zur Blütenbildung verwandt wird, viel-

Digitized by Google

mehr ein Theil derselben zur Bildung des Stieles, der andere zur Bildung der Oberfläche, aus der dann erst die Blüten hervorsprossen, verwandt wird.

Die Inflorescenz von Anthyllis vulneraria unterscheidet sich von der von Lotus etwa wie Vicia Cracca von Vicia Faba. Statt nur zweier seitlicher Reihen hat nämlich Anthyllis auch eine Anzahl in der Mitte. Der bei Lotus leergelassene Raum, aus dem nur Haare hervorsprossen, wird hier vollständig ausgefüllt, übrigens ist gleich von Anfang an ein größerer, breiterer Raum zur Anlegung der Blüten zur Verfügung. Die Lage des Vegetationspunktes hat Dutailly hier richtig erkannt, sie ist aber ganz dieselbe, wie bei Lotus. Die Blüten kommen auch bei Anthyllis in progressiver Reihenfolge zum Vorschein. (Von acropetaler Reihenfolge könnte auch hier nicht geredet werden, da der Vegetationspunkt ja nicht den Gipfel der Inflorescenz einnimmt.) Die Richtung der Inflorescenzachse ist auch hier eine schiefe, ganz wie bei Lotus. Dutailly glaubt diese Thatsache durch Annahme einer frühzeitigen Torsion des Blütenstiels erklären zu sollen. Eine solche findet indessen nicht statt, und die Annahme derselben ist nach dem Obigen auch ganz überflüssig. Im Übrigen gleicht Anthyllis den Blütenständen der ersten Kategorie (Lathyrus etc.) mehr als dies bei Lotus der Fall ist, indem der blütentragende Theil der Inflorescenzachse hier länger ist als bei Lotus. Dagegen ist der bei Lotus sehr lange Stiel hier kurz. Fassen wir das Gesagte hier kurz zusammen, so ist zu sagen, dass Anthyllis und Lotus in dem wesentlichen Punkte, nämlich der Entstehung der Blüten auf der Bauchseite, sich durchaus an Lathyrus etc. anschließen, sich aber von diesem unterscheiden 1) durch die schiefe Wachsthumsrichtung der Inflorescenzachse, 2) durch die namentlich bei Lotus hervortretende Ausbildung eines oberen, breiteren Theiles der Bauchseite der letzteren. Die Lage des Vegetationspunktes erkennt man auch bei allen Inflorescenzen noch an dem Vorblatt derselben, da derselbe dem Vegetationspunkt nach dem Gesagten ursprünglich gegenüber lag. Es scheint bei Anthyllis schon vor Auftreten der ersten Blütenanlage zu entstehen. Als Besonderheit mag hervorgehoben werden, dass bei kräftigen Inflorescenzen von Anthyllis einige Blüten auch auf der dem Vorblatt zugewendeten Seite des Inflorescenzvegetationspunktes entstehen. Sie stehen aber dem Gesagten zufolge ebenfalls auf der Bauchseite, es wäre also nicht richtig zu sagen, dass die Inflorescenz in ihrem vorderen Theile radiär werde. Wydler (a. a. O. pag. 53) sagt, die Stellungsverhältnisse der Blüten zu ermitteln sei ihm nicht gelungen. Es rührt dies eben daher, dass die Blüten nur auf Einer Seite der Inflorescenzachse stehen, die gewöhnliche Spiraltheorie hier also keine Anwendung findet. Die Aufblühfolge entspricht auch hier der Anlegungsfolge, mithin blühen die Blüten gegen das Vorblatt hin auf. Diese einseitige Aufblühfolge ist auch für Trifoliumarten bekannt, z. B. Trifolium pratense, medium, montanum. Die dem Tragblatt zunächst stehenden Blüten blühen hier zuerst auf, dann schreitet die Aufblühfolge gegen die Achse der Mut-

Digitized by Google

terpflanze hin fort. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, dass diese Aufblühfolge auch hier der Anlegungsfolge entspricht. Dieselbe wurde bei Trifolium pratense verfolgt, bei andern Arten ist die Untersuchung noch nicht bis zum Abschluss gediehen.

Die jungen Inflorescenzanlagen haben eine eigenthümliche Form. Der Querschnitt derselben stellt ein nahezu gleichschenkliges Dreieck mit abgestumpften Winkeln vor. Die Grundlinie fällt auf die Bauchseite. Diese ist nur sehr wenig gewölbt. Die beiden längeren Schenkel des Dreiecks gehören der Rückenseite an. Die Blütenanlagen erscheinen zuerst auf der Bauchseite. (S. Fig. 24.) Es wird hier eine größere Anzahl derselben gebildet, die Blütenbildung, an der Basis beginnend, reicht bis zum Vegetationspunkte hinauf, während die convexe Rückenseite noch ganz leer ist. Erst später erscheinen auch hier die Blütenanlagen, von der Basis gegen den Gipfel hin fortschreitend. Am längsten blütenleer bleibt die gewölbte Kante, welche die Inflorescenz nach dem Obigen besitzt; während schon die ganze Inflorescenzachse mit Blütenanlagen bedeckt ist, ist hier noch ein blütenleerer Streif, der aber nachträglich auch ausgefüllt wird. Wie schon oben, bei Besprechung der Inflorescenzen von Vicia Cracca hervorgehoben wurde, kann auch hier keine Rede sein von einer spiralig fortschreitenden Entwicklungsfolge der Blütenanlagen. Trotz dieses Fehlens der spire »génératrice« sind auch hier die Blüten in Para- und Orthostichensysteme angeordnet. So bietet auch diese Inflorescenz eine Illustration für die Schwendener'sche Anschlusstheorie. Den Fällen einseitiger Anlegung seitlicher Organe, die später zu allseitiger wird, sind außer den oben aus Schwendener angeführten noch die von Payer beschriebenen, die Anlegung der Staubblätter von Begonia und der Blütentheile von Reseda anzufügen. Namentlich die Abbildungen von Begonia, die Payer gibt (a. a. O., Taf. 92, Fig. 4—9), haben viele Ähnlichkeit mit denen von Trifolium. (Vgl. auch Hofmeister, Allg. Morpholog. pag. 463.) Noch mancherlei Einzelnheiten wären von anderen, als der oben geschilderten Papilionaceeninflorescenz anzuführen. So z. B. das Verhalten von Medicago lupulina, das Dutailly beschrieben hat. Die Blüten fehlen hier nur auf dem unteren Theile der Rückenseite der Inflorescenz, in ihrer oberen Partie wird dieselbe radiär.

Als gemeinsame Erscheinung der dorsiventralen Papilionaceeninflorescenzen mag hier noch einmal hervorgehoben werden, dass immer der Vegetationspunkt es ist, der schon vor Auftreten der Blüten einen Unterschied von Bauch- und Rückenseite zeigt, also keinerlei nachträgliche Verschiebung stattfindet. Dieser Satz gilt nach dem Obigen auch für die dorsiventralen Inflorescenzen von Urtica, Dorstenia, Ficus.

Für Urtica und die Mehrzahl der dorsiventralen Papilionaceeninflorescenzen wurde zugleich bemerkt, dass der nicht blütentragende Theil der Inflorescenzachse einem Theile der Mutterpflanze dicht anzuliegen pflegt. Man könnte geneigt sein, dies Verhältniss als die Ursache der Dorsiventralität

Digitized by Google

dieser Organe zu betrachten und zu sagen, die Blüten treten da auf, wo sie am wenigsten dem Drucke anderer Organe ausgesetzt sind, oder vielmehr die Inflorescenzanlage werde dorsiventral, da die auf sie einwirkenden Verhältnisse auf Bauch- und Rückenseite verschieden sind. Namentlich würde dies stimmen für die Inflorescenzen der Vicia- und Lathyrusarten, die ihre blütentragenden Seiten zwischen Laubblatt und Stipula stellen. Allein abgesehen davon, dass zur Begründung einer solchen Vorstellung die gegenseitigen Lagenverhältnisse noch näher präcisirt werden müssten, als es oben geschehen ist, liegt zur Aufstellung von so einfach mechanischen Beziehungen zunächst kein Grund vor. Überdies zeigt eine Vergleichung der Literatur, dass derartige Erklärungsversuche, die öfters aufgetreten sind, einen tieferen Einblick in das gegenseitige Verhältniss der verschiedenen Symmetrieformen nicht zu begründen vermochten. Es ist hier vor Allem an die Beziehungen von radiären und zygomorphen Blüten zu erinnern. So hat Dutrochet, ausgehend von dem Vorkommen pelorisch (radiär) ausgebildeter Terminalblüten bei Labiaten, dieselben als das Ursprüngliche, als den Typus der Labiatenblüte betrachtet, und die zygomorphe Ausbildung der normalen Blüten dadurch auf jenen Typus zurückgeführt, dass er sagte, diese zygomorphe Ausbildung sei eine Folge des Druckes, dem die seitlichen Blüten ausgesetzt seien. Indess hat Dutrochet nicht nachgewiesen, wo und wie die Seitenblüten einem »Drucke« ausgesetzt sind. Und noch gröbere Vorstellungen hat de Candolle (Physiologie végétale pag. 764 ff.); auf das Ungenügende dieser rein mechanischen Anschauung, die sich zudem auf keine Thatsachen stützt, hat schon Roeper in einer seiner trefflichen Anmerkungen seiner Übersetzung des de Candolle'schen Werkes hingewiesen (Übersetz. II, pag. 476). Bei den zygomorphen Blüten wie bei den dorsiventralen Inflorescenzen ist es augenscheinlich, dass die seitliche Stellung derselben in engster Beziehung zur Symmetrie steht. Welcher Art das Causalverhältniss beider Factoren ist, das lässt sich zur Zeit nicht angeben. Jedenfalls ist es kein so grob mechanisches, wie die genannten Autoren annahmen. Es lässt sich bei den Boragineen z. B. die Einrollung der Inflorescenzachse nicht auf unmittelbare mechanische Weise erklären, denn die Bezeichnung, dass dies Verhältniss durch das überwiegende Wachsthum der Rückenseite herbeigeführt werde, ist ja keine Erklärung, sondern nur ein anderer Ausdruck für die Thatsache selbst. Eben so wenig können wir uns die oben erwähnten dorsiventralen Sprosse, die wie Caulerpa, Herposiphonia, Amansia, Salvinia, Marsilia, Lemna, Utricularia etc. eine Beziehung der Dorsiventralität zum Substrat (im weiteren Sinne) zeigen, diese Beziehung als eine reine mechanische auffassen. Es möge desshalb auch bei den besprochenen genügen, der bisherigen, durchaus unrichtigen morphologischen Deutung gegenüber auf den wirklichen Sachverhalt verwiesen zu haben.

Dass das Letztere auch für eine weitere Familie, die der Boragineen,

Digitized by Google

nicht überflüssig ist, das ergibt sich schon aus einer kurzen Übersicht über die große Literatur, welche über die Inflorescenzen derselben existirt. DE CANDOLLE war, wie es scheint, der erste, der die bis heute übliche Interpretation derselben aufstellte (Organographie t. I., p. 413). Die Gebrüder BRAVAIS (L. et A. BRAVAIS, Essai sur la disposition symmétrique des inflorescences. Ann. d. scienc. nat 2. série t. VII., 1837) gaben eine an Beobachtungen reiche und scharfsinnig durchgeführte Begründung der DE CANDOLLE'schen Ansicht. WYDLER's Bearbeitung derselben (Flora 1851) trug zur allgemeinen Annahme dieser Theorie bei. Er formulirt die Deutung der Inflorescenzen folgendermaßen, und EICHLER schließt sich diesem Résumé vollständig an: »Die Blütenzweige sind in botrytischer, traubiger oder rispiger Anordnung, oder mehr am Gipfel des Stengels und der belaubten Zweige zusammengedrängt, bei Lithospermum selbst doldenähnlich. Es sind Dichasien, welche nach einmaliger Dichotomie in gedoppelte oder einfache, trauben- oder ährenförmige Wickel übergehen. Meist befinden sich nur an der Basis der Wickel zwei laubige, oft ungleichseitige, aber unter sich symmetrische Vorblätter; innerhalb der Wickel sind entweder nur die fertilen vorhanden (Echium, Anchusa etc.), oder es fehlen beide (Myosotis u. a.), Förderung aus dem zweiten (β) Vorblatt. Wickel vor der Entfaltung stark eingerollt, zur Fruchtzeit zu einer geraden Scheinachse gestreckt, deren Glieder bei manchen Gattungen gedehnt, bei andern verkürzt sind.« Dieser Ansicht zufolge würde also jede Blüte die Endigung einer Achse darstellen, an der die nächstfolgende Blüte aus der Achsel eines Vorblattes entspringt (vergl. das unten Fig. 45 wiedergegebene Schema). Von einigen Autoren ist der Boragineenblütenstand sogar als Schraubel aufgefasst worden, wahrscheinlich der Einrollung halber. (Vergl. z. B. LE MAOUT et DECAISNE, Traité général de botanique II. Aufl. Fig. 165, auf pag. 30).

Dieser Wickeltheorie trat SCHLEIDEN (a. a. O. II., pag. 233) entschieden gegenüber. Er sagt: »DE CANDOLLE hat den Ausdruck cyma auch auf den Blütenstand der Boragineen angewendet, den er wegen seiner eigenthümlichen Aufrollung cyma scorpioïdes nennt, und die Fiction hinzugefügt, die unterste zuerst aufblühende Blume sei eigentlich die Terminalblüte, die zweite die Terminalblüte eines übermäßig entwickelten Seitenastes u. s. w. Aus der Aufrollung folgt das hier so wenig, wie Ähnliches bei den Blättern der Farnkräuter und Cycadeen; die Stellung der Brakteen z. B. bei Cerinthe widerspricht dieser Fiction geradezu, und die Entwicklungsgeschichte, die hier allein entscheiden kann, scheint mir nach einigen, freilich sehr unvollständigen Untersuchungen zu beweisen, dass hier ganz einfach eine einseitige Traube oder Ähre vorhanden ist, deren Aufrollung nur eine eigenthümliche Knospenlage ist.« Leider hat SCHLEIDEN über seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sonst nichts mitgetheilt, und auch seine Bemerkung (a. a. O. pag. 222),

Digitized by Google

»wie viel Papier ist nicht seit fünfzig Jahren über die Bedeutung der Extraaxillarinflorescenz der Solanumarten, über den schneckenförmig aufgerollten Blütenstand der Boragineen verschrieben worden; hat wohl ein einziger Botaniker auch nur den Versuch gemacht, zuzusehen, wie sie sich bilden, um daraus ihre Natur zu erklären?« — ist sehr lange Zeit unberücksichtigt geblieben. Die Ansicht Schleiden's, dass die Inflorescenzen der Boragineen einseitige Trauben resp. Blüten seien, war für die Spiraltheorie natürlich unannehmbar. Diese kennt ja, wie oben schon hervorgehoben wurde, keine dorsiventralen Organe. Sie hatte also auch gar kein Interesse, eine Anschauung, die eine directe Consequenz der Axillar- und Spiraltheorie war, erst noch entwicklungsgeschichtlich zu begründen. Dies geschah erst in neuerer Zeit.

Sehen wir ab von den allzu fragmentarischen Angaben Payer's (Abbildung von Borago officinalis a. a. O. Pl. 112, Fig. 1) und Hofmeister's (über Echium violaceum a. a. O. pag. 618, Fig. 191), so sind zu nennen die Arbeiten von Kaufmann, Warming und Pedersen, und vor Allem die von Kraus. Die des Ersteren sind mir nur aus den Referaten in der Botan. Zeitung (1869, pag. 885 und 1871, pag. 471) bekannt. Er kam zu dem Resultate, dass die Inflorescenz von Symphytum peregrinum, Myosotis palustris, Anchusa officinalis u. a. durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe entstehe. Aus dem einen der beiden Gabelzweige entwickele sich eine Blüte, während der andere sich von Neuem theile und dieselbe Entwicklung fortsetze. Kraus (Über den Aufbau wickeliger Inflorescenzen, Botan. Zeitung 1871, pag. 120) bestätigte die Kaufmann'schen Angaben für alle beblätterten Wickel. Die nackten Wickel dagegen seien Monopodien. Ein dick spatelförmiger Vegetationskegel entwickele bei Myosotis und Heliotropium auf seiner Oberseite abwechselnd zwei Reihen von Blütenanlagen. Diese letztere Angabe ist von Seiten der Morphologen nicht acceptirt worden. So sagt Eichler (a. a. O. I., pag. 35): »Die Blüten von Myosotis und Heliotropium sprossen angeblich als monopodiale Seitenzweige in zwei Längszeilen auf der Oberseite einer gemeinsamen Achse hervor. Hiernach wären die Wickel von sehr verschiedenem morphologischem Charakter, und das könnte sogar bei nächstverwandten Pflanzen der Fall sein. Ein solches Resultat kann natürlich dem vergleichenden Morphologen wenig gefallen, und ich würde mich schon aus allgemeinen »phylogenetischen« Gründen dagegen gesträubt haben, selbst wenn Warming nicht, wie er es in ebenso gründlicher als umfassender Weise gethan, den Übergang zwischen allen diesen Entstehungsweisen gezeigt und namentlich dargelegt hätte, dass die Zweigbildung durch Dichotomie von der seitlichen Sprossbildung nur gradweise verschieden ist.« Damit kommen wir zu Warming's Angaben, die in seinem wichtigen Werke »Forgreningsforhold hos Fanerogamerne 1872« niedergelegt sind. (Nur das französische Résumé dieses Buches ist mir zugänglich.) Bezüglich der Thatsachen stimmt Warming mit Kaufmann überein,

Digitized by Google

auch er spricht von einer »partition dichotomique chez la plupart de ceux ayant des bractées, partition, ramification latérale et pseudomonopodiale chez d'autres.« Er hält indess die alte Deutung als »cyme scorpioïde« fest, besonders aus dem Grunde, weil zwischen seitlicher Verzweigung und Theilung des Vegetationspunktes ein scharfer Gegensatz nicht existire (Warming a. a. O. pag. XIV).

Pedersen (Botanisk Tidsskrift 1873) fasst seine Resultate dahin zusammen, dass die cyme scorpioïde der Boragineen aus wiederholten Theilungen des Vegetationskegels hervorgehe, und dass wirkliche Dichotomie bei denselben stattfinde (a. a. O. p. 141). Diese Ansichten werden unten bei der Darlegung der thatsächlichen Verhältnisse zu besprechen sein. Hier mag nur noch erwähnt sein, dass Wydler in seiner neuesten Abhandlung (Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände, Pringsheim's Jahrb. XI, 1878, pag. 363) sagt: »über die Inflorescenzen dieser Familie sind in neuerer Zeit mehrere auf Entwicklungsgeschichte fußende, aber, wie mir scheint, die Sache nicht fördernde Arbeiten veröffentlicht worden.« Einen Grund für diese Beurtheilung gibt Wydler nicht an. Aus dem Vorhergehenden dürfte sich ergeben, dass eine neue Untersuchung der einschlägigen Thatsachen nicht überflüssig war. Dieselbe erstreckte sich nicht auf die erste Anlegung der einzelnen Partialinflorescenzen, der sogenannten »Wickel«, sondern nur auf den Wachsthumsmodus der letzteren selbst, die Entstehung der Blüten etc.

Am einfachsten und klarsten liegen die Verhältnisse bei Myosotis und Symphytum. Besonders bei ersterer Pflanze bedarf es keiner durchsichtig machenden Mittel, sondern nur sorgfältiger Präparation und Betrachtung von allen Seiten, um die Verhältnisse zu erkennen. Die vorzugsweise untersuchte Species war M. hispida, von der die andern nicht abweichen. Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fortdauernd thätigen Vegetationspunkt. Derselbe ist stark eingekrümmt, so dass seine Bauchseite die Bauchseite des älteren Theiles der Inflorescenzachse berührt. Er hat eine auf dem Rücken abgeflachte Gestalt. Auf dieser Rückenseite sprossen nun, senkrecht auf derselben, als halbkugelige Höcker die Blütenanlagen hervor (vgl. Fig. 32). Sie entstehen in zwei Reihen alternirend und dicht gedrängt, und sind den Rändern der Inflorescenzachse genähert. Von Brakteen zeigt sich keine Spur. Die Blütenanlagen sind bei ihrem Auftreten viel kleiner, als der Vegetationspunkt, der im Verhältniss zu ihnen ganz massig entwickelt ist, namentlich bei kräftigen Inflorescenzen. Auch haben sie von Anfang an eine andere Richtung als dieser, da sie nahezu senkrecht auf der Rückenfläche stehen.

Nach der Wickeltheorie müssten sich die jungen Blüten erst aufrichten, sie sind aber von Anfang an aufrecht auf der eingekrümmten Inflorescenzachse orientirt. Das erste Kelchblatt entsteht an jeder Blütenanlage an dem nach außen hinten gerichteten Theile derselben. Daraus ergibt sich, dass

Digitized by Google

die »Kelchspirale« bei den beiden Blütenreihen gegenläufig ist. Betrachtet man eine Inflorescenz vom Vegetationspunkt aus, so beginnt die linke Reihe von Blütenanlagen die Kelchspirale mit dem links außen hinten, die rechts stehende mit dem rechts außen nach hinten stehenden Kelchblatt. Zugleich ergibt sich aus dieser Anordnung, dass die Blattgebilde der zwei dichtstehenden Blütenreihen sich zwischen einander einschieben, wie die Zähne von zwei Kammrädern; eine Anordnung, welche den Platz möglichst ausnützt. Dieser antidrome Verlauf der Kelchspirale ist ein für alle aufzuführenden Formen durchgreifendes Verhältniss. Kaufmann hatte für Myosotis palustris angegeben, die Inflorescenz entstehe durch wiederholte Dichotomie des Vegetationspunktes. Es ist dies ein Irrthum, der leicht entstehen kann durch einseitige Verwendung von Oberansichten. Es ist klar, dass bei solchen nur ein Theil der Rückenfläche des Vegetationspunktes sichtbar ist, die Bauchseite desselben entgeht der Beobachtung. Es wird also die Inflorescenzanlage dem Vegetationspunkt an Größe nahezu gleich zu kommen scheinen. Noch erklärlicher wird der Irrthum Kaufmann's bei Untersuchung schwächlicher Inflorescenzanlagen. Bei diesen ist nämlich der Vegetationspunkt kleiner, als bei den normalen kräftigen; kleiner nicht nur absolut, sondern auch im Verhältniss zu den Blütenanlagen. Kraus, der der einzige war, welcher die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Myosotisinflorescenz richtig angegeben hat (a. a. O. pag. 122), sagt: »die schwächer angelegten Triebe entwickeln sich vielleicht dichotomisch«. Dies ist indess nicht der Fall. Sie entwickeln sich vielmehr in einer von der oben beschriebenen nur wenig abweichenden Weise, die unten bei Anchusa u. a. geschildert werden soll. Es entspricht aber dem Sachverhalte durchaus nicht, wenn Kraus sagt, die stets nach oben gerichtete Blütenbildung bringe es mit sich, dass der Vegetationspunkt sich nur nach unten entwickeln könne. Berechtigter wäre es, den Satz umzukehren und zu sagen, die Blüten entstehen nur auf der Rückenseite (Oberseite), weil der Vegetationspunkt nach der Bauchseite hin so scharf eingekrümmt ist. Indess ist auch diese Bezeichnung keine allgemein zutreffende. Wurde doch oben eine Anzahl von Fällen aufgezählt, wo der Vegetationspunkt nach der Ober-(Rücken-)Seite hin eingekrümmt ist, und dennoch auf der letzteren Organe entstehen, so bei Herposiphonia, Polyzonia, Utricularia. Man wird sich also vorerst damit begnügen müssen, zu sagen, dass die Einrollung des Vegetationspunktes eine vielen, nicht nur dorsiventral verzweigten, sondern auch dorsiventral gebauten Pflanzentheilen zukommende Eigenthümlichkeit ist. In Bezug auf letztere ist auf die Blätter der Farne und Cycadeen hinzuweisen, deren Einrollung schon Schleiden ganz richtig mit der der Boragineeninflorescenz in Parallele setzt. Dass nicht alle dorsiventralen Organe diese Eigenthümlichkeit haben, das wurde an Caulerpa, Zostera, den Papilionaceeninflorescenzen etc. nachgewiesen. Mag der Vegetationspunkt nun eingerollt sein oder nicht, das Wesentliche

Digitized by Google

ist, dass an ihm schon die Differenz von Bauch- und Rückenseite hervortritt.

Mit Myosotis stimmt Symphytum officinale in der Entwicklung seiner Inflorescenz ganz überein (Fig. 32, von letzterer Pflanze entnommen, gilt auch für Myosotis). Dagegen gibt Warming für Symphytum asperrimum Entstehung der Blüten durch jeweilige Dichotomie des Inflorescenzvegetationspunktes an. Es ist indess nicht anzunehmen, dass bei so nahe verwandten Pflanzen eine Differenz in dieser Beziehung sich finden sollte, zumal die Angaben über Dichotomie des Boragineeninflorescenzvegationspunktes überhaupt, wie unten gezeigt werden soll, auf unvollständiger Beobachtung beruhen.

Ganz in der oben beschriebenen Weise entwickeln sich auch die Inflorescenzen von Heliotropium, und nach Warming die von Tiaridium indicum, welche mir nicht zu Gebote standen. Das Gemeinsame für alle diese Pflanzen ist, um es nochmals hervorzuheben, dass der breiten Rückenseite des stark eingekrümmten Inflorescenzvegetationspunktes zwei Reihen von Blüten entsprossen, während die Bauchseite keine solchen trägt. Das Verhältniss ist mithin, abgesehen von der Einkrümmung des Vegetationspunktes, ganz dasselbe wie bei den Inflorescenzen von Urtica u. A. Warming selbst hat nun freilich seine Beobachtung an Tiaridium nicht so aufgefasst, wie es eben geschah. Er sucht die Dichotomie des Inflorescenzvegetationspunktes zu retten, und mit derselben die sich freilich auch so nicht ergebende Wickeltheorie. Er sagt nämlich (a. a. O. pag. XIII des französischen Résumé's) »Enfin comme cas extrême très remarquable, nous avons les cymes scorpioïdes du Tiaridium (Taf. VIII, 25—28), lesquelles se distinguent tout particulièrement par leur vigueur et l'abondance de leurs fleurs, ou la ramification dichotomique devient réellement une ramification pseudo-monopodiale; quelque absurde que cela paraisse, on peut presque dire que la formation des axes d'un ordre supérieur est accélerée à ce point, qu'ils procèdent les axes d'ordre inférieur, les axes latéraux se montrant avant leurs axes principaux, et que ces derniers apparaissent commes des bourgeons pseudo-latéraux sur un axe qui est un pseudo-monopode.« Eine derartige Erklärung ist die beste Illustration zu der oben aufgestellten Behauptung, dass der Grundsatz, eine morphologische Erklärung dürfe nicht im Widerspruch mit der Entwicklungsgeschichte stehen, nicht von allen Morphologen acceptirt sei, richtig ist. Ist es doch in der That kaum abzusehen, wie es möglich ist, die Behauptung auszusprechen, eine Seitenachse entstehe vor ihrer Hauptachse. Nur der Umstand, dass die Spiraltheorie keine dorsiventralen Organe erkennt, macht es verständlich, dass ein Forscher wie Warming zu einer solchen Deutung kommt, von der er selbst sagt, »quelque absurde que cela paraisse«. Die von ihm ganz richtig als continuirliche Achse beobachtete Inflorescenzachse muss der Theorie zu lieb ein »Pseudo-

Digitized by Google

monopodium« sein, aber nicht in der Natur liegt hier das ψεῦδος, sondern in der Erklärung. Trotzdem hat dieselbe nicht etwa von Seite der Entwicklungsgeschichte, sondern von der der Spiraltheorie Widerspruch erfahren. Dieselbe hat Warming's Vermittlungsversuch nicht gelten lassen. So sagt Wydler (a. a. O.): »Warming meint das Sympodium Pseudomonopodium nennen zu müssen, während es doch ein echtes ist und sich von andern Sympodien in nichts unterscheidet«. Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass dieser Ausspruch nicht etwa auf neue entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gestützt ist, obwohl nur eine solche ihn begründen könnte. Auch keine Wahrnehmung an der fertigen Inflorescenz wird als Beweismittel angeführt, die Inflorescenzachse ist ein Sympodium, weil sie von der Spiraltheorie für ein solches von jeher erklärt worden ist, dies ist das einzige Argument des obigen Satzes. Und zwar ist diese Erklärung nicht etwa abgeleitet aus Beobachtungen im fertigen Zustand, sondern nur daraus, dass die Theorie sich denselben nicht anders entstanden denken kann. Wenn aber eine solche Theorie zu der Folgerung führt, eine Seitenachse vor der sie erzeugenden Hauptachse entstehen zu lassen, so ist diese Folgerung wohl der beste Beweis dafür, dass der Ausgangspunkt dieser ganzen Theorie ein unrichtiger ist.

Der fertige Zustand der Inflorescenzen, von Myosotis und Symphytum, auf den sich die Wickeltheorie ja eigentlich allein stützt, zeigt der Anlage gegenüber nur ganz unbedeutende Verschiedenheiten. Dass die jungen Blüten auf der Rückenseite (Oberseite) einer gemeinsamen Inflorescenzachse stehen, das tritt so deutlich hervor, dass wohl niemand es bestreiten wird. Diejenigen Schriftsteller, welche die Inflorescenz durch jeweilige Dichotomie des Vegetationspunktes entstehen lassen, haben indess versäumt, zu erklären, wie es kommt, dass schon die allerjüngsten Blüten von ihrer Entstehung an die oben erwähnte Stellung zeigen. Die hauptsächlichste Veränderung der Anlage gegenüber besteht in der Streckung derjenigen Theile der Inflorescenzachse, die zwischen den einzelnen Blüten liegen, mit andern Worten der Internodien der ersteren. Diese Streckung ist namentlich bei Myosotis eine sehr beträchtliche. Die zweite Veränderung besteht darin, dass die älteren Blüten sich meist um 90° herüberbiegen, somit die Blütenstiele der beiden Reihen, die vorher in zwei — annähernd — parallelen und auf der Rückenseite senkrechten Ebenen standen, in Eine Ebene zu liegen kommen; ein Umstand, der, wie ich glaube, bei der Aufstellung der Wickeltheorie nicht ohne Bedeutung gewesen ist, da er die Stellung der Blüten einigermaßen verwischt. Schon vorher hat sich die Inflorescenzachse durch gesteigertes Wachsthum ihrer Bauchseite gerade gestreckt. Dabei sind gewöhnlich die Blüten, welche an der Stelle stehen, wo die Geradestreckung beginnt, zugleich auch die im Aufblühen begriffenen, eine Erscheinung, die, wie ich glaube, für die Befruchtung der Blüten eben so zweckmäßig ist, wie jenes Herüberbiegen der älteren Blüten für die Ausstreuung des Samens.

Digitized by Google

Bei Symphytum officinale ist es eine gewöhnliche Erscheinung, dass das Endstück einer reichen Inflorescenz verkümmert, mitsammt einer ganzen Anzahl von Blütenanlagen, dasselbe ist der Fall bei der unten zu beschreibenden Cyrtandree Klugia notoniana.

Dies sind die Thatsachen, welche sich bei einer Betrachtung der fertigen Inflorescenz darbieten, Thatsachen, die nach dem Obigen in vollständigster Übereinstimmung mit der Entwicklungsgeschichte sich befinden. Diese Thatsachen sind nun in einer Weise »gedeutet« worden, dass von den in der Natur sich findenden Verhältnissen fast keines mehr zu erkennen ist.

Vor Allem soll die Inflorescenzachse ein Sympodium sein, gebildet aus den Gliedern der einzelnen Blütenstiele. Jede Blüte soll den Abschluss einer Achse bilden, aus deren einem (bei Myosotis, Symphytum etc.) abortirten Vorblatte dann als Achselspross ein Spross entspringen soll, der ebenfalls wieder mit einer Blüte abschließt. Ist dieser Seitenspross bei der Blüte 1 auf der linken Seite aufgetreten, so findet er sich bei 2 auf der rechten, bei 3 wieder auf der linken u. s. w., wodurch eben jene eigenthümliche, bei manchen Inflorescenzen sich ja ohne Zweifel findende und dann immer leicht erkennbare Verzweigungsform zu Stande kommt, die man »Wickel« nennt (vgl. Fig. 44). Was die an den Inflorescenzen der meisten Boragineen auftretenden Blätter betrifft, so ist auf dieselben unten, bei Besprechung der Entwicklungsgeschichte dieser Inflorescenzen auf dieselben zurückzukommen. Hier ist desshalb zunächst nur soviel hervorzuheben, dass die morphologische Erklärung schon mit den makroskopisch zu beobachtenden Thatsachen am Boragineenblütenstand im Widerspruch steht. Dass die Blüten auf der Oberseite der Inflorescenzachse stehen, ist unbestreitbar. Wie kommen sie zu dieser Stellung? die Wickeltheorie muss ja nothwendig annehmen, dass die Blüten in der Anlage in Einer Ebene liegen, einer Ebene, die senkrecht steht zur Einrollungsebene. Die Blüten müssten dann eine Verschiebung um 90° erfahren, um in die Stellung zu kommen, die sie am Inflorescenzachsenende schon haben. Auf Drehung der Blütenstiele könnte diese Verschiebung nicht beruhen, denn die Blüten haben zu dieser Zeit noch gar keine Stiele. Auch ein auf einmal gesteigertes Wachsthum der Unterseite, wodurch die seitlich stehenden Blüten nach oben geschoben würden, findet nicht statt, denn schon die allerjüngsten Blüten stehen auf der Oberseite. Mithin fällt diese ganze Annahme. Die Differenz in der Dicke der Inflorescenzachse und der der Blütenstiele war nicht zu übersehen. Man musste also annehmen, dass das Stück jedes Blütenstieles unterhalb der Insertion seiner Vorblätter dicker werde, als das oberhalb derselben gelegene. Und zwar soll diese Verdickung der einzelnen Glieder, die später die Scheinachse, das Sympodium zusammensetzen, nach Wydler (a. a. O. pag. 309) mit der zunehmenden Streckung der Scheinachse eintreten. So ist es auch bei den Inflorescenzen, welche wirklich »Wickel« sind, wie z. B. denen von Scrophularia nodosa. Bei den

Digitized by Google

Boragineen indess steht auch diese Annahme mit den Thatsachen im Widerspruch. Schon die ganze junge, noch eingerollte Inflorescenzachse ist dicker, als die Blütenstiele, wie man sich an jedem Längsschnitt durch den jüngsten Theil der Inflorescenz leicht überzeugen kann, und sie ist auch deutlich als continuirliche Achse erkennbar. Jener von Wydler für die Boragineeninflorescenz supponirte Vorgang findet also hier nicht statt, die Annahme desselben beruht nicht auf Beobachtung, sondern ist nur die Übertragung eines anderwärts (z. B. auch bei den Dichotomien von Selaginella) sich findenden Verhältnisses auf einen Pflanzentheil, der einen ganz andern Wachsthumsmodus besitzt. Was die Bemerkung von Hieronymus[1]) betrifft, dass die Theilblütenstände von Heliotropium und Myosotis Sympodien seien, bei denen die jedesmalige Anlage einer neuen Seitenachse, als Glied der Wickel, ein bedeutend größeres Stück verbraucht, als zur Bildung der »je terminalen« Blütenanlage übrig bleibt, wobei der Scheitel der letzteren durch die neue Seitenachse schief gestellt werde, so ist sie als eine auf unvollständiger Beobachtung beruhende, durch die Wickeltheorie beeinflusste Deutung zurückzuweisen, wie aus den hier mitgetheilten Thatsachen von selbst hervorgeht. Wie es sich mit den Inflorescenzen der Centrolepideen verhalten mag, bleibe dahingestellt. — Die Arbeit von Čelakowsky (Über die Inflorescenzen der Boragineen, Sitzgsber. der böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1874) kenne ich nur aus dem Referat im Botan. Jahresberichte 1876, pag. 542. Nach demselben hält Čelakowsky an der Wickeltheorie fest, ohne dieselbe durch neue Beobachtungen zu stützen.

Ganz eigenthümlich ist endlich die Art und Weise, wie die Einrollung zu erklären versucht wird. Wydler (a. a. O. pag. 310) sagt wörtlich: »Eine Eigenthümlichkeit der reinen Wickel ist ihre anfängliche Einrollung in einer senkrechten Ebene, wobei die Vorblätter nach unten (!), die Blüten nach oben gekehrt sind. Die Einrollung wird theils durch den Winkel bewirkt, den die Zweige der Scheinachse vor ihrer Entfaltung unter sich bilden, theils trägt dazu die zur Zeit der Knospenlage gegen die Spitze der Wickel hin stufenweise abnehmende Größe ihrer einzelnen Glieder bei«. Die Gebrüder Bravais haben sogar versucht, die Einrollung mathematisch begreiflicher zu machen, ein Versuch, der aber gänzlich misslungen ist. Aus der Fassung, die Wydler der Sache gegeben hat, ist es mir unmöglich zu entnehmen, worin der »Einfluss« des von Wydler angenommenen Winkels bestehen soll, und dass die abnehmende Größe der Blütenanlage gegen die Spitze hin mit der Einrollung in keiner causalen Beziehung stehe, das braucht wohl kaum bemerkt zu werden. Erklärt ist also damit die Einrollung auch im Sinne der Wickeltheorie nicht, so wenig als

1) Hieronymus, Beiträge zur Kenntniss der Centrolepiden, Abhandl. der Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. XII 3, 4, pag 43 des Sep.-Abdr.

Digitized by Google

die oben angeführte Bemerkung von Kraus eine Erklärung für die Einrollung gibt. Ich führe neben den oben genannten und beschriebenen eingerollten Vegetationspunkten hier nur den der breiten Thalluszweige, den ebenfalls dorsiventralen (die Sporangien finden sich nur auf der Rückenseite) der Dictyotacee Padina Pavonia [1]). Die Erscheinung der Einrollung ist hier ganz dieselbe wie bei den Boragineenwickeln, hier wird aber niemand an den Einfluss von Winkeln etc. denken. Es ist vielmehr, wie schon hervorgehoben wurde, die Einrollung des Vegetationspunktes eine bei dorsiventralen Organen weit verbreitete Erscheinung. Und zwar ist es nicht, wie Wydler und im Grunde auch Kraus annahmen, die Production seitlicher Organe, welche die Einrollung bewirkt, sondern der Vegetationspunkt ist eingerollt schon vor der Production von Seitensprossungen. Bemerkenswerth aber ist, dass, wie auch Wydler hervorhebt, die Einrollung immer in der Verticale stattfindet. Dies zeigt, dass hier eine Beziehung zur Schwerkraft stattfindet (vgl. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile, diese Arbeiten II. Bd. 2. Heft). Diese Einrollung findet sich übrigens nicht bei allen Boragineeninflorescenzen, es ermangeln derselben z. B. Echium vulgatum und Caryolypha sempervirens.

Will man nun die Boragineeninflorescenzen in eine der bestehenden Kategorien eintheilen, so müssen sie dem Obigen und dem unten Folgenden nach, je nachdem die Blüten gestielt (Myosotis, Anchusa etc.) oder ungestielt (Echium etc.) sind, als einseitige Trauben oder Ähren bezeichnet werden. Damit sind wir zu der objectiven Auffassung der Thatsachen gelangt, wie sie vor Auftreten der als Consequenz der Axillar- und Spiraltheorie zu betrachtenden Wickeltheorie im Anfange dieses Jahrhunderts bestand. (Man vergl. z. B. Turpin, Iconographie végétale pag. 108.) Dieser Auffassung steht die von de Candolle und K. Schimper nicht etwa als ebenfalls möglich gegenüber, sie ist vielmehr unhaltbar, weil sie sich nicht auf Thatsachen, sondern auf unzutreffende Voraussetzungen stützt.

Noch mag ein Vorkommniss angeführt werden, das diejenigen, welche die Boragineenblüten aus Dichotomie des Vegetationspunktes der Inflorescenz hervorgehen lassen, vielleicht als Stütze ihrer Anschauung betrachten. Bei Myosotis palustris und Echium vulgatum beobachtete ich nämlich an fertigen Inflorescenzen solche »Einzelwickel«, die sich in zwei Partialwickel gespalten hatten. Bei ersterer war das Verhältniss das, dass jede der Partialinflorescenzen sich etwa in ihrer Mitte in zwei neue Partialinflorescenzen gespalten hatte, und bei Echium war dies mit der axillaren Einzelinflorescenz der Fall. Es ist dies Vorkommniss indess ohne allen Belang, es ist veranlasst durch eine Störung in der Entwicklung ganz ebenso wie die Spaltung der Blütenähre, die an Plantago media nicht selten vorkommt.

Es fragt sich nun, wie es sich mit der Inflorescenz anderer Boragineen

1) Vgl. Naegeli, Neuere Algensysteme pag. 171.

Digitized by Google

verhält. Auf die Vorgänge am Vegetationspunkte der »Wickel« von Anchusa (Fig. 34—38) muss hier etwas näher eingegangen werden, da für diese Pflanze nach den übereinstimmenden Angaben der bisherigen Untersucher die Dichotomie zweifellos sein soll. Auch hier ist es durchaus nöthig, den Vegetationspunkt der Inflorescenz nicht nur von oben, sondern von allen Seiten zu untersuchen. Das Resultat der Untersuchung lässt sich kurz dahin präcisiren, dass die Wickeltheorie auch hier nicht anwendbar ist, und die Angaben über Dichotomie ungenaue sind. In der ersten Beziehung ergibt sich mit aller Bestimmtheit, dass die Inflorescenz nicht einen Vegetationspunkt besitzt, der sich jeweils zur Blüte umwandelt und dann als Achselspross einen neuen Vegetationspunkt trägt, der sich gerade so verhält, wie der erste. Die Inflorescenz von Anchusa hat vielmehr, wie die von Symphytum, nur einen einzigen apicalen, während des ganzen Wachsthums der Inflorescenz functionirenden Vegetationspunkt. Die Achse derselben ist also kein Sympodium, sondern ein Monopodium, ein gewöhnlicher Zweig, der sich von andern nur durch seine eigenthümliche Verzweigungsweise unterscheidet. Diese ist nur eine Modification der für Myosotis, Symphytum etc. geschilderten. Der Vegetationspunkt ist auch hier eingerollt. Er besitzt eine etwas abgeplattete Bauch- und Rückenseite und eine breite Vorderfläche. Während nun bei kräftigen Symphytum- und Myosotisinflorescenzen die Rückenfläche des Vegetationspunktes continuirlich in die des älteren Theiles der Inflorescenzachse überging, ist dies bei Anchusa nicht der Fall. Der Vegetationspunkt ist hier nach hinten (gegen die Blüten hin) abgesetzt, etwas gewölbt. Da, wo diese Wölbung in den älteren Theil der Inflorescenzachse übergeht, erscheinen die Blütenanlagen auch hier abwechselnd nach rechts und nach links. Sie nehmen gleich Anfangs einen verhältnissmäßig viel größeren Raum ein, als die von Myosotis etc. (vgl. Fig. 34). Dass sie aber bei ihrer Anlegung viel kleiner sind, als der Vegetationspunkt, von einer Dichotomie also nicht die Rede sein kann, das ergibt sich bei Untersuchung einer größeren Anzahl von Vegetationspunkten am deutlichsten. Ist aber die Blütenanlage einmal angelegt, dann wächst sie sehr rasch, und wenn sie das Stadium erreicht hat, wo das erste Kelchblatt angelegt wird, scheint sie auf der Oberansicht dem Vegetationspunkt an Größe gleichzukommen. Sie ist aber auch dann noch beträchtlich kleiner als dieser, der zu dieser Zeit schon auf seiner andern Seite die Anlage einer neuen Blüte trägt. Die Stellung der Blütenanlagen am Vegetationspunkt ist noch näher zu bestimmen. Nach Fig. 34 könnte es den Anschein haben, als erfolgte die Verzweigung in der That, wie dies von denjenigen, welche eine Dichotomie annehmen (Kaufmann, Kraus, Pedersen, Warming), behauptet wird, in Einer Ebene. Dieser Anschein rührt daher, dass die Blütenanlagen nicht wie bei Myosotis etc. unmittelbar auf der breiten Rückenfläche selbst stehen. Sie entspringen mehr seitlich und tiefer am Vegetationspunkt (d. h. mehr gegen die Bauchseite hin), als bei Symphytum etc. Das

Digitized by Google

Schema (Fig. 38) wird dies klar machen. Es zeigt zugleich, dass mit dieser Anlegungsweise ein kleiner Richtungsunterschied der Blütenanlagen im Vergleich zu der der ersten Kategorie verbunden ist. Sie bilden mit der Halbirungsebene der Inflorescenz einen nach außen offenen, spitzen Winkel. Besonders instructiv ist die Vorderansicht (Fig. 37), die das thatsächliche Verhältniss aufs Deutlichste zeigt. Auch hier also ist es einzig die Rückenseite, die Blüten trägt; die Bauchseite ist, wie Fig. 35 zeigt, ganz ohne Anlagen von solchen. Die Blütenanlagen stehen, mit denen von Myosotis etc. verglichen, nur auf einem anderen Theile der Rückenseite des Vegetationspunktes, nämlich mehr seitlich hinten. Eichler hatte also Recht, wenn er dagegen opponirte, dass der »Wickel«, wie dies nach den Untersuchungen von Kraus der Fall zu sein schien, auf verschiedene Weise bei nächstverwandten Pflanzen zu Stande komme. Wie unbedeutend in der That die Unterschiede in beiden Wachsthumsvorgängen sind, das zeigt sich schon darin, dass bei den oben erwähnten schwächeren Inflorescenzen von Myosotis und Symphytum die Anlage der Blüten ganz auf dieselbe Weise vor sich geht, wie es eben von Anchusa geschildert wurde. Die Blüten stehen in diesen Fällen auch mehr hinten, seitlich und etwas tiefer auf der Rückenseite des Vegetationspunktes, als bei kräftigen Inflorescenzen.

Die Blütenstände von Anchusa gehören zu den sogenannten »beblätterten Wickeln«. Die Anlegung der Blüten wurde geschildert, ohne auf die Blätter, die an der Inflorescenz stehen, Rücksicht zu nehmen. Es geschah dies aus dem Grunde, weil die Blätter hier zu den Blüten nicht in dem von dem »Principe der Axillarität« verlangten Verhältnisse stehen. Während nämlich die Blüten auf der Rückenseite stehen, stehen die Blätter auf den Flanken des Vegetationspunktes. Sie treten an demselben schon vor den Blütenanlagen auf. Sie sind so inserirt, dass der vordere (gegen den Vegetationspunkt gerichtete) Theil der Blattanlage von Anfang an tiefer steht, als der hintere; mithin dasselbe Verhältniss, das oben für eine dorsiventrale Alge, Polyzonia jungermannioïdes, angegeben wurde. Dasselbe Stellungsverhältniss ist bei dorsiventralen Organen weit verbreitet. Es mag hier nur an die Jungermannieen erinnert werden, bei denen Plagiochila im fertigen Zustande z. B. sehr deutlich das erwähnte Verhältniss zeigt. Mit den Blättern von Polyzonia theilen die von Anchusa noch eine andere Eigenschaft: die Asymmetrie der beiden Blatthälften. Die größere Hälfte ist bei Anchusa die spätere obere. So bei Anchusa officinalis, auf die sich die obigen Angaben beziehen, bei A. italica sind beide Blatthälften annähernd gleich. Die Blätter stehen nicht auf der Mitte der Flanken des Vegetationspunktes, sondern auf dem unteren Theile derselben, also gegen die Bauchseite hin. Zu den Blüten stehen sie in der Beziehung, dass eben so viele Blätter als Blüten gebildet werden. Bezeichnen wir eine das Blatt halbirende, auf den Flanken des Vegetationspunktes senkrechte Ebene als die Medianebene der Blätter, so stehen die Blütenanlagen nicht über ihr, sondern gegen hinten, oben von derselben

Digitized by Google

(siehe Fig. 37). Ist die Blütenanlage größer geworden, so steht das Blatt zwischen Blütenanlage und Vegetationspunkt. Es legt sich über den beide trennenden Sattel. Die älteren Blätter decken die jüngeren mit ihrem vorderen Rande. Dies Verhältniss ist auch an älteren Blütenständen noch leicht zu erkennen. Mit der Streckung der Blütenachse werden die Blätter von einander entfernt. Sie erfahren dabei zugleich eine kleine Verschiebung. Die Medianebene erfährt nämlich eine Drehung um etwa 45°, so dass das Blatt an der fertigen Inflorescenz mit seiner Längsachse gegen den Vegetationspunkt hin gerichtet erscheint. Zugleich steht es im fertigen Zustand mehr nach oben, gegen die Blüte hin inserirt. Auch die sonstigen Verhältnisse des fertigen Blütenstandes weichen von der Anlage nur unbeträchtlich ab. Dass die Blüten auf der Rücken-(Ober-)seite der Inflorescenz stehen, ist deutlichst zu erkennen. Jede Blüte steht an der oberen Kante eines Blattes. Es liegt hier also das schon oben hervorgehobene Verhältniss vor, dass die Blätter und Seitenzweige (hier Blüten) engere Beziehungen zum Mutterorgan, als unter sich zeigen. Die Blüten stehen auf der Rückenseite, die Blätter auf den beiden Flanken. Der Fall ist mithin ganz analog dem von Utricularia, wo ebenfalls, wie Pringsheim zuerst gezeigt hat, die Blätter auf den Flanken, die Seitenzweige auf der Rückenseite des Mutterorgans stehen.

Wie stimmt nun zu dieser Anordnung die Wickeltheorie? Vor Allem sollen die Blätter nicht der Inflorescenzachse, sondern den Blüten angehören, Vorblätter derselben sein. Wie sich aus dem Vorhergehenden ergibt, ist dies durchaus nicht der Fall. Die Blüten der Boragineen haben keine Vorblätter. Damit fällt auch die Annahme, dass das α-Vorblatt abortirt sei. Die Wickeltheorie stimmt aber nicht einmal mit der thatsächlichen Stellung der Blüten. Nach ihr müsste jeder Blüte ein Blatt gegenüberstehen, aus dessen Achsel dann eine zweite entspringt. Dies ist richtig, wenn man jede Blüte um etwa 90° dreht, und auf die dem benachbarten Blatte gegenüberliegende Flanke rückt. Diese Drehung existirt aber nur in der Theorie, in der Wirklichkeit nicht. Die Blüten stehen gerade so, wie sie angelegt werden. Die Verdickung der Inflorescenzachse wird zu Hilfe genommen. Nach Wydler (Flora a. a. O. pag. 309) soll dieselbe die Lage der Vorblätter und der zwei Blütenreihen der Wickel verändern, jener, indem sie sich von einander entfernen, dieser, indem sie eine extraaxilläre Stellung einnehmen. Von allen diesen Annahmen ist auch nicht eine richtig. Die Inflorescenzachse ist von Anfang an dicker als die Blütenstiele, wie man auf jedem Längsschnitt sehen kann. Die Wickeltheorie — und dieser Punkt verdient aufs Nachdrücklichste hervorgehoben zu werden — ging also nicht etwa aus von einer exacten Beobachtung der thatsächlichen Verhältnisse. Sie trat an dieselben vielmehr heran mit einem Schema, und dachte sich die Stellungsverhältnisse so lange zurecht gerückt, bis sie in das Schema passten. Sie mussten aber in dasselbe passen, weil dorsiven-

Digitized by Google

trale Pflanzenorgane für Spiral- und Axillartheorie nicht existiren. Dass für andere Fälle dies Wickelschema seine Gültigkeit hat, wurde schon oben hervorgehoben. In diesen braucht es aber gar keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, um den Sachverhalt zu erkennen. Es genügt der bloße Augenschein z. B. bei Scrophularia nodosa, um sich davon zu überzeugen, dass die dichasial beginnende Inflorescenz späterhin nur aus einem der beiden Blütenvorblätter sich verzweigt. Auch ein Sympodium ist später vorhanden, das auf die oft beschriebene Art sich bildet. Es springt aber bei dieser, wie bei anderen hierhergehörigen Pflanzen sofort in die Augen, dass dies Sympodium ein ganz allmählich sich bildendes und nicht, wie das angebliche der Boragineen, ein von Anfang an vorhandenes ist. Auch dass, wenn von zwei Vorblättern nur das eine fertil ist, das sterile kleiner ist und wohl auch völlig abortiren kann, ist ein nicht seltener Fall. Sind beide Vorblätter fertil, so sind sie meist auch von gleicher Größe. So z. B. bei Ranunculusarten, während z. B. bei Silene das sterile Vorblatt kleiner ist. Die Boragineen aber gehören nicht hierher, vielmehr schließen sie sich den dorsiventralen Blütenständen von Zostera, Urtica, Dorstenia, Vicia etc. an.

Schwieriger, als bei den vorstehend beschriebenen Fällen, ist dies zu erkennen bei einer Reihe anderer. Wie Anchusa verhält sich Cerinthe, Borago etc. Auch Cynoglossum (Fig. 40) zeigt wenig Abweichung. Cynoglossum officinale mag desshalb erwähnt sein, weil die Blätter an den Inflorescenzen mit einer gewissen Inconstanz auftreten, man in dieser Pflanze also einen Übergang zu den blattlosen Wickeln von Myosotis, Symphytum etc. sehen kann. Um so deutlicher tritt hier aber hervor, dass die Blätter an der monopodialen Inflorescenzachse selbst stehen, nicht als Vorblätter zu den Blüten gehören. Im Übrigen sind die Verhältnisse denen von Anchusa analog.

Die Blütenanlagen werden auch hier auf der Rückenseite des Vegetationspunktes in zwei Reihen, abwechselnd nach rechts und links gebildet. Nur ist hier der Vegetationspunkt im Verhältniss zur Blütenanlage noch kleiner, als bei Anchusa. Die Blütenanlage nimmt den größten Theil der seitlich hinteren Fläche der Rückenseite des Vegetationspunktes ein. Von oben betrachtet hat es auch hier den Anschein, als theilte sich der Vegetationspunkt rhythmisch in eine Blütenanlage und einen secundären Vegetationspunkt. Die einzelnen Dichotomieebenen stünden dann rechtwinklig zu einander. Seiten- und Vorderansichten zeigen auch hier das richtige Verhältniss, das, wie erwähnt, dasselbe ist wie bei Anchusa. So zeigt z. B. Fig. 40 den Ursprung der Blütenanlage auf der Rückenseite ganz deutlich, das Schema Fig. 43 gilt also auch für Cynoglossum. Die Inflorescenz ist auch hier eingerollt. Die Insertion der Blüten auf der Rückenseite ist im fertigen Zustande nicht minder deutlich erkennbar, als bei den vorbeschriebenen Formen. Später, nach dem Verblühen, krümmen sich die Blüten-

Digitized by Google

stiele abwärts, und rufen so den Schein hervor, als stünden sie alternirend nach zwei Seiten. Die Blätter, die zwischen den Blüten stehen, haben zuweilen eine Insertion, die mit der bei Anchusa sich findenden übereinstimmt. Es finden sich unter ihnen indess auch solche, die eine andere Stellung zu den Blüten haben.

In der Reihe von Myosotis bis Cynoglossum trat immer mehr die Erscheinung hervor, dass der Vegetationspunkt im Verhältniss zu den Blütenanlagen an Größe abnahm. Dies steigert sich noch bei einer Reihe anderer Formen, bei denen die Angaben über Dichotomie eher berechtigt wären, als bei den vorhergehenden. Die Annahme einer Dichotomie trifft indess auch hier, wie gezeigt werden soll, das Wesen des Thatbestandes nicht, die Inflorescenzen dieser Kategorie reihen sich den obigen an. Von Dichotomie kann man doch nur dann sprechen, wenn an Stelle der früheren Wachsthumsrichtung zwei neue, von jener divergirende auftreten, wie dies z. B. bei Dictyota und Selaginella der Fall ist. Warming hat übrigens mit Recht betont, dass zwischen Dichotomie und seitlicher Sprossbildung kein scharfer Unterschied besteht. Schon Hofmeister hatte dies ausgesprochen (allg. Morphol. pag. 412): »Gabelige Theilung eines Achsenendes und Anlegung lateraler Nebenachsen fallen unter den gleichen Gesichtspunkt, sie sind nur quantitativ verschieden«. Es ist ein wesentliches Verdienst von Warming, betont zu haben, dass in der Blütenregion die Sprossbildung von der der vegetativen Region abweicht. Er sagt (a. a. O. pag. XIII): »mais plus nous nous rapprochons de la région florale, plus la formation des bourgeons devient le but du travail de la plante, et plus rapidement se succèdent ces derniers — c'est donc aussi dans cette région que nous rencontrons les cas les plus nombreux de partition du point végétatif, le bourgeon devenant si vigoureux et demandant tant de place sur le sommet de la tige, qu'il s'avance jusqu' à la ligne médiane«. Diese Erwägung, auf die Boragineen angewandt, würde auch für den von Warming angenommenen Fall der Dichotomie derselben die Unhaltbarkeit der Bezeichnung als cyme scorpioïde ergeben haben. Es wäre die Inflorescenz dann eine Ähre gewesen, da seitliche Sprossbildung und Dichotomie von Warming ja als nicht scharf getrennt betrachtet werden. Dieses Resultat wäre freilich auch kein ganz richtiges gewesen, immerhin aber besser als die Beibehaltung der cyme scorpioïde. Denn die Annahme, dass die Sprossbildung durch Dichotomie in Einer Ebene vor sich gehe, ist eine unrichtige.

Das thatsächliche Verhalten möge an Echium vulgare und Lithospermum arvense geschildert werden. Beide Pflanzen verhalten sich im Wesentlichen ganz gleich. Die Inflorescenzen von Echium stehen in der Achsel von Laubblättern, die Inflorescenzachse macht einen Winkel mit der Mediane des Tragblattes. Die Inflorescenz ist nicht eingerollt, wie die der vorbeschriebenen Boragineen. Demgemäß hat auch der Vegetationspunkt eine andere Richtung Auch er ist nicht eingekrümmt, sondern, von den älteren

Digitized by Google

Blüten aus betrachtet, schräg nach vorne geneigt. Die Blütenanlage nimmt hier beinahe die ganze Breite der Rückenfläche ein, ist aber bei ihrem ersten Auftreten kleiner, als der Vegetationspunkt (Fig. 42). Die Anlage der Blüte geschieht auch hier auf der Rückenseite, es kann nicht einmal von einer Theilung des Vegetationspunktes die Rede sein, sobald man sich vergegenwärtigt, wo der Vegetationspunkt liegt (*v* Fig. 41, 42). Die Blütenanlagen sind hier ebenfalls abwechselnd nach rechts und nach links gerichtet (vergl. das Schema Fig. 45). Die rasch wachsende Blütenanlage drängt aber den Vegetationspunkt etwas zur Seite, so dass die jüngste Blütenanlage immer hinten oben an demselben inserirt erscheint. Außerdem nimmt der Vegetationspunkt dadurch auch eine von der Längsachse des Vegetationspunktes etwas abweichende Lage an. Die Stellung und Anlage der Blätter ist dieselbe wie bei Anchusa, d. h. ein Blatt steht zwischen Blütenanlage und Vegetationspunkt und behält diese Lage auch bei. Die Achse der Inflorescenz streckt sich nämlich bei Echium nur sehr wenig. Die einzelnen auf einer Flanke inserirten Blätter decken sich derart, dass je das nächst ältere Blatt bis zur Mediane des nächst jüngeren übergreift. Mit dem Zustande der Anlegung stimmt auch hier der fertige. Die Blüten stehen in zwei Reihen auf der Rückenseite einer dicken, gemeinsamen Achse, die Blätter auf den Flanken derselben. Die erste Blüte auf jedem axillären Blütenstand steht genau auf der Mitte der Rückenseite, seitlich von ihr steht kein Blatt.

Als letzter Fall sei endlich Caryolypha sempervirens erwähnt. Wäre für die Dichotomie die Thatsache maßgebend, dass der Seitenspross dem Vegetationspunkt an Größe gleichkommt, so läge bei Caryolypha eine Dichotomie vor. Nach der obigen Auseinandersetzung ist diese Bezeichnung nicht am Platze. Caryolypha zeigt nur ein Verhältniss in gesteigertem Maße, das schon für Anchusa etc. angegeben wurde, nämlich die zunehmende Größe des Seitensprosses (Blütenanlage) im Verhältniss zum Vegetationspunkt. Gerade die Vergleichung mit den oben beschriebenen Fällen zeigt, dass wir es auch hier mit einer seitlichen Verzweigung zu thun haben. Was die Erkennung der Verhältnisse schwierig macht, ist der Umstand, dass, wie erwähnt, der Vegetationspunkt hier mehr, als es bei einer andern der von mir untersuchten Boragineen der Fall war, an Kräftigkeit der Entwicklung zurücktritt gegen die jüngsten Blütenanlagen Das Verhältniss, welches für die hier behandelte Frage das entscheidende ist, tritt aber darum nicht minder deutlich hervor. Auch hier ist der Vegetationspunkt ein nach der Bauchseite der Inflorescenz zu übergeneigter, ein Verhältniss, das desshalb nicht leicht zu erkennen ist, da die Inflorescenzachse sich nicht wie bei den allermeisten andern Formen nachher beträchtlich verlängert. Und auch hier tritt das allerdings schwer, aber doch zweifellos zu constatirende Factum auf, dass die Rückenseite des Vegetationspunktes es ist, welche die Blütenanlage producirt, eine Blütenanlage,

Digitized by Google

die wie bei Echium einen großen Raum auf der Rückenseite einnimmt, und abwechselnd nach rechts und links gerichtet ist. Jene seichte Furche, welche die Blütenanlage vom Vegetationspunkt trennt, verläuft so, wie sie in Fig. 43 in schematischer Vorderansicht dargestellt ist; Fig. 41 gilt für die Seitenansicht, nur dass man sich, um die richtige Lage des Vegetationspunktes zu haben, die Figur um etwa 90° gegen links hin gedreht denken muss, damit der Vegetationspunkt seine geneigte Stellung einnimmt und das Auftreten der Blütenanlage *b* auf der Rückenseite deutlich wird. Endlich tritt auch bei dem schwierigst zu beobachtenden und in gewissem Sinne extremen Falle von Caryolypha hervor, dass die Blätter nicht, wie die Wickeltheorie dies wollte, jeweils verschiedenen Achsen angehören, sondern auf den Flanken Einer und derselben monopodialen Achse stehen, ein Verhältniss, das auch dadurch nicht verwischt wird, dass wie in einigen der oben beschriebenen Fälle der Vegetationspunkt durch die zweitjüngste Blütenanlage immer etwas zur Seite gedrängt wird.

Es ist somit für alle untersuchten Boragineen die gleichartige Entwicklung für die Inflorescenzen nachgewiesen, eine Entwicklung, die sowohl die Wickeltheorie, als die auf unvollständiger, theilweise unrichtiger Beobachtung beruhende Dichotomietheorie, als nicht den thatsächlichen Verhältnissen entsprechend, unmöglich macht. Will man die Wickeltheorie beibehalten, so muss man entweder die Entwicklungsgeschichte ignoriren, oder die oben dargestellten Thatsachen als unrichtig erweisen. Es verlieren dieselben das Isolirte und Sonderbare, das sie haben könnten, wenn man sich nur auf die Boragineen beschränkt, durch den geführten Nachweis, dass derselbe Vorgang der Verzweigung auch einer Reihe anderer Formen zukommt. Den Boragineen speciell schließen sich nun noch eine Anzahl anderer Pflanzen an, deren Inflorescenzen wesentlich denselben Entwicklungsgang zeigen, theilweise auch dieselbe Deutung erfahren haben. Ich greife aus denselben, um die Thatsachen, die ja im Grunde nur ein und dasselbe Princip darbieten, nicht allzusehr zu häufen, nur einige Beispiele heraus. So aus der Familie der Solaneen

Hyoscyamus niger.

Auch hier treffen weder die übliche Deutung der Inflorescenz als Wickel, noch Warming's [1]) Angabe über dichotome Verzweigung zu. Der Vegetationspunkt der Inflorescenz hat am meisten Ähnlichkeit mit dem von Anchusa officinalis, nur ist er breiter und überhaupt massiger entwickelt als der der letzteren Pflanze. In Folge dessen sind bei richtiger Lage des Vegetationspunktes und allseitiger Betrachtung desselben die Verhältnisse

1) Warming a. a. O. pag. X. Was Warming in Fig. 5, Tab. VIII a. a. O. als III bezeichnet, ist der Vegetationspunkt, die citirte Figur zeigt übrigens die Entstehung der mit II bezeichneten Blütenanlage auf der Rückenseite des Inflorescenzvegetationspunktes ganz deutlich. Die Figg. 6 u. 7 a. a. O. sind schiefe Schnitte.

Digitized by Google

hier auch relativ leicht zu erkennen. Wie dies für einzelne Boragineen oben angegeben wurde, sieht man die jüngsten Blütenanlagen als relativ kleine, durch ein Stück der Inflorescenzachse von einander getrennte Höcker auf der Rückenseite der letzteren auftreten, und man sieht deutlich, dass von einer Dichotomie hier schon desshalb keine Rede sein kann, weil die Blütenanlage bei ihrem Sichtbarwerden viel kleiner ist, als der Vegetationspunkt. Ein Bild, das die Erklärung als Dichotomie rechtfertigen würde, bietet sich auch hier wieder dann, wenn der Vegetationspunkt auf einer seiner Flanken liegt, aber nicht genau seitlich gesehen wird. Dann ist ein Theil desselben verdeckt, und es scheint, als ob er sich in zwei gleiche Hälften getheilt hätte, nämlich die (in Wirklichkeit zweitjüngste) Blütenanlage und den sich weiter theilenden Vegetationspunkt. Die auf den Flanken stehenden Blätter gehören also auch hier der Inflorescenzachse an, nicht den Blüten. Wie es bei Hyoscyamus albus z. B. sein mag, an dessen Inflorescenz nach der bisherigen Terminologie die zwei Vorblätter einer Blüte entwickelt sind, muss ich dahin gestellt sein lassen, möglich dass hier das eine Blatt wirklich ein Vorblatt der Blüten ist, möglich aber auch, dass hier ein analoger Fall vorliegt wie bei der unten zu beschreibenden Klugia notoniana. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, ja schon die Betrachtung der fertigen Inflorescenz von Hyoscyamus albus, der mir nicht zu Gebote stand, wird dies zeigen. Bei Hyoscyamus niger wenigstens treten auch an der fertigen Inflorescenz die beschriebenen Verhältnisse ganz klar hervor. Wie sich andere Solaneen in dieser Beziehung verhalten mögen, muss ich dahin gestellt sein lassen. Nach den Verhältnissen, welche die fertigen Inflorescenzen darbieten, scheint es mir nicht undenkbar, dass in dieser Familie auch seitliche Blütenbildung an der Inflorescenzachse vorkommt, wie ja auch bei den Papilionaceen dorsiventrale und nicht dorsiventrale Inflorescenzen innerhalb derselben Gattung (Trifolium) vorkommen.

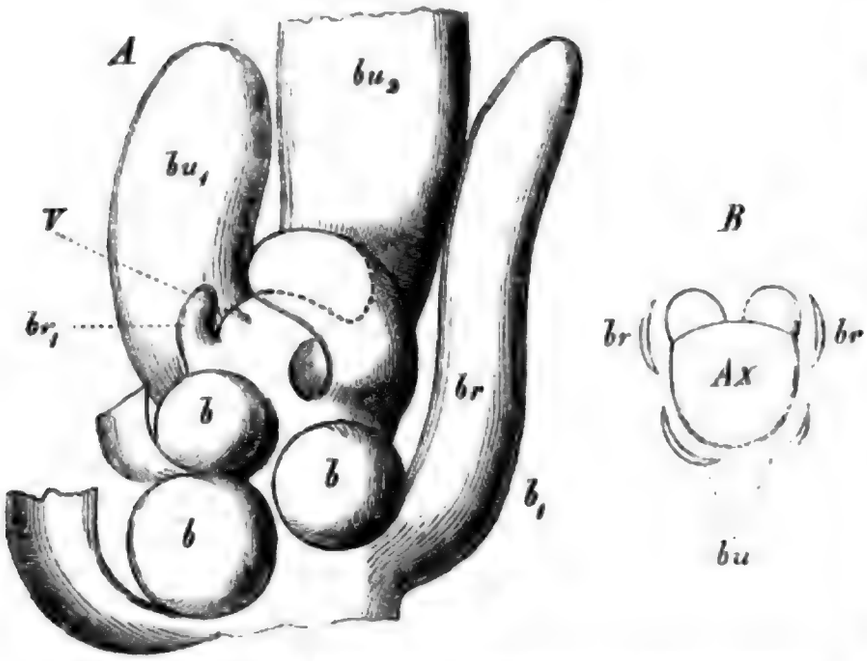
Waren bei den Boragineen die Verhältnisse der dorsiventralen Verzweigung der Blütenachse bei der Mehrzahl der Formen nur bei eingehender Untersuchung auch entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen, so möge hier zum Schlusse noch eine Form vorgeführt werden, bei der die Thatsache, dass nur auf Einer Seite der Inflorescenzachse Blüten entstehen, unschwer zu erkennen ist. Es ist die zu derjenigen Unterabtheilung der Gesneraceen, welche unter dem Namen der Cyrtandreen zusammengefasst wird, gehörige

Klugia notoniana.

Es liegen über dieselbe nur die kurzen Bezeichnungen der Systematiker vor. So bezeichnet A. de Candolle (im Prodromus) die Inflorescenzen dieser Pflanze als »racemi«. In gewissem Sinne ist dies auch richtig, denn die Inflorescenz ist, wie die der Boragineen, eine einseitige Traube. Sie gleicht auch im Äußeren den Boragineeninflorescenzen und würde, wenn die

Digitized by Google

Pflanze bekannter wäre, gewiss als »Wickel« bezeichnet worden sein. Eine Einrollung findet hier allerdings nicht statt, die Inflorescenz ist eine schief aufwärts gerichtete, wie z. B. die von Echium. An der Inflorescenzachse finden sich zweierlei Blätter, die einen an der Basis der Blüten, zuweilen, wie man zu sagen pflegt, am Blütenstiel hinaufgewachsen, die andern stehen auf der blütenleeren Seite der Inflorescenzachse. Die ersteren sind in der Holzschnittfigur mit *br* bezeichnet, da sie Brakteen sind, die letzteren mit *bu*. Schon mit bloßem Auge ist nun, namentlich an dem apicalen, jüngeren Theile der Inflorescenz erkennbar, dass die Blüten auch hier auf Einer Seite der Inflorescenzachse stehen. Diese Seite ist, wie bei Urtica u. a., etwas abgeplattet; die andere nicht blütentragende, die Bauchseite, gewölbt. Betrachtet man nun eine junge Inflorescenz von der Rückenseite her, so zeigt sich Folgendes. Die Inflorescenzachse hat einen breiten Vegetationspunkt, bei dem von einer Sympodienbildung gar keine Rede sein kann. Während nämlich bei den Boragineen die Thatsache den wahren Sachverhalt bisher verdeckt hat, dass der Vegetationspunkt durch seine Größe sich bei Formen wie Caryolypha von den jüngsten Blütenanlagen nicht sehr auffällig unterscheidet, ist dies bei Klugia nicht der Fall; der Vegetationspunkt übertrifft hier an Größe die jüngsten Blütenanlagen so beträchtlich, dass man keinen Augenblick daran zweifeln kann, dass die letzteren laterale Bildungen am ersteren sind. Die jüngste Bildung in der Nähe des Vegetationspunktes ist hier immer ein Blatt. Und zwar gibt es, wie schon erwähnt, zweierlei Blätter, es stehen nämlich auf den Flanken je zwei Reihen von Blättern, deren eine, die obere, der Rückenseite, die untere der (blütenleeren) Bauchseite genähert ist. Die Blüten entstehen in den Achseln der oberen Blattreihe, die demgemäß als Brakteen zu bezeichnen sind. Allerdings stehen sie nicht vor der Mediane derselben, sondern in dem der Rückenseite näheren Theile der Blattachsel (s. Holzschnittfigur *A*). Die obere Blattreihe ist nämlich so gestellt, dass der dem Vegetationspunkte abgewendete Rand des Blattes auf der Rückenseite steht,



Klugia notoniana DC. *A* Ende einer Inflorescenz von der Rückenseite, *V* Vegetationspunkt, *bb* Blüten, *br* Brakteen, *bu* die Blätter der Bauchseite, *B* Schema der Inflorescenz, *Ax* Achse derselben.

Digitized by Google

während der dem Vegetationspunkte zugewendete tiefer auf die Flanke hinab greift, ein Verhältniss, das das Schema (Holzschnittfigur *B*) wohl ohne Weiteres veranschaulichen wird. Auf der Rückenseite der Inflorescenzen also entstehen die Blüten, relativ ziemlich weit vom Vegetationspunkte entfernt, auch hier in der bei den Boragineen ja ganz allgemeinen Reihenfolge abwechselnd nach rechts und links. Die Blütenanlage ist bei ihrem Sichtbarwerden ein kleiner, sanft gewölbter Höcker, so dass eine »Deutung« des Vorganges der Blütenanlegung als Dichotomie des Vegetationspunktes etc. hier ganz ausgeschlossen ist. Die zwei Blütenreihen stehen also von Anfang an auf der Rückenseite der Inflorescenzachse, und zwar einander so genähert, dass sie etwa um $^1/_9$ des Umfanges der Inflorescenzachse von einander entfernt sind. Später wird dies Verhältniss mehr verwischt, die älteren Blüten sind mehr aus einander gerückt. Was jenes obenerwähnte Hinaufwachsen der Brakteen an den Blütenstielen betrifft, so bezeichnet dieser öfters fälschlich gebrauchte Ausdruck hier nicht etwa die Thatsache, dass ein Stück des Blattes mit dem Blütenstiel verwachsen wäre, vielmehr ist der Vorgang nur der, dass das Stück der Blütenachse, auf dem Blütenstiel und Deckblatt inserirt sind, in die Bildung des Blütenstieles hineingezogen worden ist und ein entsprechendes Wachsthum erfahren hat. Es ist übrigens dieses »Hinaufwachsen« kein bei allen Blüten vorkommendes. Außer den Brakteen findet sich, wie oben gesagt wurde, noch eine Anzahl anders inserirter Blätter auf der Inflorescenzachse. Wie die Brakteen auf dem Theile der Flanken stehen, wo dieselben in die Rückenseite übergehen, so diese auf demjenigen, der in die Bauchseite übergeht. An der fertigen Inflorescenz hat es denn auch zuweilen den Anschein, als wären statt der zwei auf dem bauchsichtigen Theil der Flanken inserirten Blätter nur Eine bauchständige Reihe vorhanden. Die ursprünglich laterale Stellung derselben ergibt sich indessen aus der Entwicklungsgeschichte, namentlich bei Stirnansichten des Vegetationspunktes. Diese Blätter nun haben in ihren Achseln weder Blüten- noch andere Knospen, nicht einmal die Anlage solcher lässt sich nachweisen Die Gestalt dieser Blätter ist dieselbe, wie die der Brakteen, beide sind sitzend von gelblich-grüner Farbe mit Spaltöffnungen, die weit über die schmale Blattfläche hervorragen. Ich übergehe weitere Einzelnheiten, deren Mittheilung zu dem hier betonten Symmetrieverhältniss keine Beziehung hat. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, unterscheidet sich die Inflorescenz von Klugia von der der Boragineen dadurch, dass 1) zwei Reihen von Blättern auf den Flanken der Inflorescenzachse vorhanden sind, und 2) eine dieser Blattreihen auf jeder Flanke als Brakteen zu bezeichnen ist. Erinnert man sich des oben über die Stellung und Entstehung der jüngsten Blätter an der Boragineeninflorescenz Gesagten, so leuchtet ein, dass bei den letzteren nur ein Verhältniss weiter ausgeprägt ist, das auch bei den Brakteen von Klugia sich findet. Wie erwähnt, entsteht die Blüte hier nicht vor der Mediane des Blattes, sondern vor der-

Digitized by Google

selben gegen die Rückenseite hin in der Blattachsel. Bei den Boragineen ist dies Verhältniss dahin gesteigert, dass die Blüte so weit oberhalb der Blattmediane auf der Inflorescenzachse steht, dass sie gar nicht mehr in die Blattachsel fällt, also eine ganz ähnliche Beziehung stattfindet, wie sie oben für die »normalen Seitensprosse« von Utricularia geschildert worden ist. Damit soll keinerlei Verschiebung substituirt, sondern nur darauf hingewiesen werden, dass, wenn man bei den Boragineen Beziehungen von Blättern und Sprossen sucht, dies nicht, wie es von der Wickeltheorie geschehen ist, in der Weise geschehen darf, dass man je eine Blüte der rechten Blütenreihe mit einem Blatte der linken zusammenstellt und umgekehrt, sondern dass dann jede Blüte mit dem unter ihr auf der Flanke stehenden Blatte zusammengehört (vgl. das Wickelschema in Fig. 44).

Die ersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz von Klugia waren an dem mir vorliegenden Materiale leider nicht aufzufinden. Es ist mir indess sehr wahrscheinlich, dass die Inflorescenz eine terminale ist. Dafür spricht namentlich ihre Stellung; sie steht nämlich einem Laubblatte gegenüber, nicht in der Achsel eines solchen, und erscheint im jugendlichsten von mir beobachteten Stadium als directe Fortsetzung der Hauptachse. Später wird sie von dem Zweige, der in der Achsel des der Inflorescenz gegenüberstehenden Laubblattes steht, zur Seite gedrängt. Möglich — mir aber in diesem Falle unwahrscheinlich — ist es allerdings auch, dass die Inflorescenz ein extraaxillärer Zweig ist, eine Auffassung, auf die man sich indess hier dadurch nicht stützen kann, dass außer dem die Hauptachse fortsetzenden Zweig zwischen letzterem und dem der Inflorescenz gegenüber stehenden Laubblatte noch eine Knospe steht, da dies Verhältniss auch bei den andern Laubblättern sich zuweilen findet. Analoges kommt z. B. bei Phytolacca vor (den Fall von Vitis, wo die Ranken unzweifelhaft extraaxilläre Zweige sind, rechne ich nicht hierher), bei welcher die Inflorescenz sicher ursprünglich terminal ist, und in dem ihr gegenüberstehenden Laubblatte ebenfalls außer dem Sympodialspross noch eine Knospe vorhanden zu sein pflegt. Wie es sich mit Klugia verhält, muss der Entscheidung einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung des ersten Auftretens der Inflorescenz anheimgestellt bleiben.

Die Bezeichnung der blütentragenden Seite der Inflorescenzachse als Rücken-, der blütenleeren als Bauchseite geschah oben nach Analogie der Boragineen. In Wirklichkeit sind dieselben so angeordnet, dass die Dorsiventralitätsebene (d. h. die Bauch- und Rückenseite von einander trennende) der Foliationsebene der Mutterpflanze — die Blüten sind zweizeilig alternirend gestellt — parallel ist. Die blütentragende Seite sieht bei den — sämmtlich plagiotropen — Klugiasprossen nach unten[1]).

---

1) Klugia notoniana zeigt auch einige nicht uninteressante anatomische Verhältnisse. So das Vorkommen markständiger Bündel. Innerhalb des peripherischen Gefäß-

Digitized by Google

Die Inflorescenzen von Erodium sollen nach Eichler (a. a. O. II., pag. 295) Wickel sein. Sie sind dies indess nicht. Die zwei Blütenreihen, die Eichler als zickzackförmig genetisch verknüpft denkt, sind durch ein breites Stück der Inflorescenzachse getrennt, die angenommene genetische Beziehung der Reihen findet also nicht statt. Die Inflorescenz gleicht vielmehr ihrer Entwickelung nach vollkommen der oben von Hippocrepis comosa und Lotus corniculatus beschriebenen.

Aus andern Familien führe ich als Beispiele von fälschlich als Wickel gedeuteten Inflorescenzen noch Helianthemum vulgare an, das sich in der Stellung der Blätter und dem Entwicklungsgange der Inflorescenz unmittelbar an die Boragineen anschließt. Dasselbe dürfte der Fall sein bei den (von mir nicht näher untersuchten) Hydrophylleen und, nach dem fertigen Zustande zu urtheilen, bei Aesculus Hippocastanum.

Eine ausgedehntere Untersuchung wird diesen Beispielen noch andere anreihen, so namentlich bei Gräsern, z. B. Nardus stricta nach dem fertigen Zustand.

Außer diesen dorsiventral verzweigten Organen findet sich in der Natur auch dorsiventrale Stellung seitlicher Organe, die aus einer ursprünglich radiären Anordnung hervorgeht. So werden die Wedel von Polypodium vulgare und aureum, die ursprünglich auf den Flanken des kriechenden Stämmchens stehen, auf der Rückenseite desselben einander genähert durch überwiegendes Dickenwachsthum der Bauchseite des letzteren. Analog verhalten sich die zwei Blattreihen dickstengliger Begonien und, um ein Organ mit ausgesprochener Spiralstellung der Blätter anzuführen, die Rhizome von Nuphar. Die aufrechte Endknospe desselben zeigt die ununterbrochene »Blattspirale«, später erscheint die Bauchseite (Unterseite) von Blattinsertionen fast entblößt. Sehr auffällig ist auch bei manchen Monsteraarten mit zweizeiliger Blattstellung die Verschiebung, welche bewirkt, dass die Blätter in Einer Reihe auf der Rückenseite des kletternden Stammes inserirt erscheinen. Die Seitenknospen dagegen erfahren keine Verschiebung, sie bleiben auf ihrer Insertion auf den zwei Seiten des Stammes. Ein ganz ähnlicher Vorgang lässt sich bei manchen kriechenden Rhizomen beobachten. So abgesehen von den oben erwähnten Polypodien — und hierher gehörige Fälle ließen sich auch von den Hymenophylleen anführen — bei Acorus Calamus und Butomus umbellatus, denen sich gewiss noch andere anreihen ließen. Der kriechende Hauptstamm von Butomus hat eine aufrechte Endknospe. Die Blattstellung in diesem aufrechten Theil ist eine zweizeilige.

---

bündelringes finden sich 4—6 isolirte Bündel. Auf der Xylemseite jedes der peripherischen Bündel findet sich ein secretführender Intercellulargang, der ganz gebaut ist wie die Harzgänge der Coniferen und wie diese die Gefäßbündel begleitet. Auch das Secret scheint seinem Aussehen und seiner Löslichkeit in Alkohol nach als ein harziges bezeichnet werden zu dürfen. Die markständigen Gefäßbündel des Stammes, an die sich die der Zweige ansetzen, sind von solchen Harzgängen nicht begleitet.

Digitized by Google

An dem niederliegenden Theile des Rhizoms ist davon nichts mehr zu bemerken, hier bilden vielmehr die Blätter auf der Rückenseite des Stammes zwei einander sehr genäherte Reihen, die Bauchseite erscheint von Blattinsertionen ganz entblößt, sie trägt zahlreiche Wurzeln. Dass diese Stellung der Blätter aus einer Verschiebung hervorgegangen ist, braucht ja wohl kaum erwähnt zu werden. Die Seitenknospen dagegen erfahren diese Verschiebung nicht. Sie sind, wie ja die meisten Axillarknospen, ursprünglich in der Blattmitte inserirt, später aber stehen sie am unteren Rande des Blattes. Es liegt hier also immerhin ein ähnliches Verhältniss vor, wie es bei Herposiphonia und den Rhizokarpeen gleich von Anfang an auftritt.

Derartige Wachsthumsvorgänge sind es indess nicht, welchen die oben im Einzelnen geschilderten dorsiventralen Stellungsverhältnisse ihr Dasein verdanken. Im Gegentheil wurde nachgewiesen, dass die von der Spiraltheorie supponirten Verschiebungen mit der Natur im Widerspruch stehen, und dass es keinen Sinn hätte, diese Verschiebungen jetzt etwa in ein der Beobachtung nicht zugängliches Stadium zu verlegen. Wohl aber kann man sagen, dass dieselben Kräfte, welche die Verschiebung der oben erwähnten Stellungsverhältnisse verursachen, auch auf die Vegetationspunkte einwirken, bei denen jene Stellungsverhältnisse gleich anfangs auftreten. Den Vegetationspunkten selbst aber eine inhärente Tendenz zu radiärer Verzweigung zuzuschreiben, dazu liegt, wie mehrfach hervorgehoben, auch nicht Ein stichhaltiger Grund vor.

Ganz eben so, wie bis jetzt der radiär und axillär verzweigte Spross als Schema aufgestellt wurde, auf das man die abweichenden Fälle durch Zuhilfenahme von Verwachsungen, Verschiebungen etc. zurückführte, hat man früher z. B. auch ein Blattschema aufgestellt. Die gewöhnlichste Blattform besitzt bekanntlich einen Stiel und eine ebene, flach ausgebreitete Spreite. Diese wurde als Typus aufgestellt, und die andern Blattformen auf denselben zurückgeführt. Beim sitzenden Blatte z. B. war der Blattstiel »abortirt«, das Irideenblatt war ein solches, welches nach oben zusammengefaltet und mit den oberen Seiten verwachsen war, Mesembryanthemum aber sollte Blätter besitzen, die ursprünglich plan, dann zurückgeschlagen werden (vgl. Schleiden a. a. O. I., pag. 180). Vergleicht man diese Vorstellungen mit denen, welche einige Vertreter der Spiraltheorie zur vermeintlichen Erklärung der betrachteten Inflorescenzen aufgestellt haben, so wird die Übereinstimmung beider Vorstellungsweisen dem Principe und den Mitteln nach, die sie anwenden, nicht wohl zu leugnen sein. Das Princip ist die Zurückführung der Mannigfaltigkeit der Formen auf Eine, die sich der Beobachtung zuerst und am häufigsten darbot. Der Versuch einer solchen Zurückführung ist ja ohne Zweifel berechtigt; unberechtigt aber ist es, Formen, die ganz anders entwickelt sind, in das Schema zwängen zu wollen. Die Entwicklungsgeschichte hat in beiden

Digitized by Google

Fällen die Unhaltbarkeit des Schemas nachgewiesen, eines Schemas, das bei der Spiraltheorie, wie Hofmeister und Schwendener gezeigt haben, auf unrichtigen Voraussetzungen beruht.

Was nun die erwähnten Mittel jener Schematisirung betrifft, die Annahme von Verwachsungen, Verschiebungen etc., so sind sie der Natur der Ausdrucksweise nach entwicklungsgeschichtliche. Fasst man aber ins Auge, dass diese Annahmen einerseits von Forschern gemacht wurden, denen man selbst ausgezeichnete entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen verdankt, wie Eichler, Hanstein, Hegelmaier, Pringsheim, Warming, andererseits von solchen Autoren, die wie Wydler der Entwicklungsgeschichte gegenüber sich ablehnend verhalten, so kommt man zu der Ansicht, dass diese scheinbar entwicklungsgeschichtlichen Annahmen im Grunde etwas anderes zu bedeuten haben. Obgleich nämlich in den Abhandlungen der citirten Autoren sich keine Angaben über diesen principiellen Punkt finden, scheint es doch, als ob die betreffenden Annahmen mehr nur eine subjective Bedeutung gehabt hätten. Die abweichenden Formen sind auf den Typus zurückgeführt, wenn wir sie uns so oder so entstanden denken. Mit andern Worten, die ganze Sache läuft, um einen von Sachs und Schwendener für die Spiraltheorie gebrauchten Ausdruck anzuwenden, auch hier auf eine Construction hinaus, eine Construction, die darin bestand, dass man die von der Spiral- und Axillartheorie abweichenden Fälle durch Annahmen auf dieselbe zurückzuführen suchte. Oder ist es mehr als eine Construction, wenn für die dorsalen Blattreihen von Marsilia eine Entwicklungsspirale, für Salvinia fünfzählige Quirle, für Lemna ein dritter abortirter Spross, für die Feige eine Verwachsung aus verschiedenen Zweigen angenommen wurde? Schon De Candolle hat es (im zweiten Bande seiner Organographie) ausgesprochen, dass es zweierlei »Typen« gebe, die man etwa als reale und abstracte bezeichnen könnte. Ein realer Typus ist ein solcher im Sinne der Descendenztheorie, eine Stammform, auf die die abweichenden Formen durch im Laufe ihrer historischen Entwicklung eingetretene Abänderungen zurückgeführt werden, gleichgiltig ob diese Stammform nun wirklich noch existirt oder aus Gründen der vergleichenden Morphologie postulirt werden muss. Ein abstracter Typus aber ist z. B. der der Annahme einer durchgehend radiären und axillären Verzweigung. Diese Annahme wurde ja nicht gemacht, aus dem Grunde, weil man sich etwa alle Angiospermen als Nachkommen einer radiär und axillär verzweigten Urpflanze gedacht hätte, sondern sie wurde eben nur abstrahirt aus einer Anzahl von Fällen, und die übrigen dann auf diesen Typus vermittels einer rein logischen Operation, einer Construction, zurückgeführt. Nur so kann ich mir z. B. erklären, wie Warming zur Annahme von Tochtersprossen kam, die vor ihrem Muttersprossen existiren, einer Annahme, welche doch eine contradictio in adjecto ist. Dass der radiäre Bau als abstracter Typus für das Pflanzenreich nicht aufgestellt

werden kann, ist oben wohl zur Genüge nachgewiesen. Zugleich zeigte sich, dass radiäre und dorsiventrale Inflorescenzen innerhalb derselben Familie der Papilionaceen, ja innerhalb derselben Gattung Trifolium vorkommen, der Typus ist also nicht einmal in einem so enge begrenzten Gebiete ein und derselbe, denn die dorsiventralen Inflorescenzen lassen sich nicht auf die radiären zurückführen. Viel eher könnte man versucht sein, den umgekehrten Versuch zu machen und die dorsiventralen Inflorescenzen bei den Papilionaceen als das Ursprüngliche zu bezeichnen. Denn wie gezeigt wurde, bietet Trifolium pratense z. B. den Fall, dass die Inflorescenz in der Anlage dorsiventral, in der weiteren Ausbildung dagegen radiär ist, und Medicago lupulina zeigt beides vereinigt, indem das untere Stück der Inflorescenzachse eine blütenleere Rückenseite hat, während das obere nach allen Seiten Blüten trägt.

An Stelle der Allgemeingiltigkeit des radiären Schemas ist nach dem Obigen die Thatsache anzuerkennen, dass, wie es radiär und dorsiventral gebaute Pflanzenorgane gibt, so auch radiär und dorsiventral verzweigte. Allerdings kommt, wie erwähnt, auch die Thatsache vor, dass ein radiäres Spross- oder Blattsystem durch nachträgliche Veränderungen zu einem dorsiventralen werden kann, dies ist aber, wie wohl kaum mehr hervorgehoben zu werden braucht, durchaus nicht der allgemeine Fall, ganz abgesehen davon, dass ihm auch der entgegengesetzte: Radiärwerden eines dorsiventral angelegten Systemes, zur Seite steht.

Schließlich kann man sich noch die Frage vorlegen, ob bei den geschilderten Pflanzenformen, wie in der Verzweigung, so etwa auch im anatomischen Baue der Bauch- und Rückenseite ein Unterschied sich findet. Derselbe ist — abgesehen von den Marchantieen — bei einer der besprochenen Formen, den Lemnen, bekanntlich vorhanden (abgesehen von den unter Wasser lebenden Exemplaren von L. trisulca); bezüglich des Näheren ist auf Hegelmaier's Monographie zu verweisen. Bei Caulerpa findet sich eine solche Differenz nicht, eben so wenig bei den Inflorescenzachsen von Lathyrus; bei Herposiphonia und Polyzonia gestattete das Material nicht eine Untersuchung dieser Frage auf Querschnitten, sicher ist indess, dass die Bauchseite in so fern eine Förderung gegenüber der Rückenseite zeigt, als zuerst auf ihr die excentrischen Wände auftreten, welche die Gewebedifferenzirung einleiten. Bei einer Anzahl anderer dorsiventral verzweigter Organe dagegen lässt die Bauchseite eine weitergehende Förderung erkennen. So am auffälligsten bei Urtica dioïca. Die Inflorescenzachsen derselben haben auch im fertigen Zustande eine abgeflachte Rückenseite. Der Querschnitt einer jüngeren Inflorescenzachse zeigt, dass der der Rückenseite angehörige Theil des Gefäßbündelringes kaum angelegt ist, während auf den Flanken und der Bauchseite schon Bündel mit stark entwickeltem Phloëm- und Xylemtheil sich finden. So bleibt das Verhältniss bei schwachen Inflorescenzachsen, der Holzring ist

Digitized by Google

hier also ein nach oben offener wie bei vielen Blattstielen, bei stärkeren gleicht es sich zwar mehr aus, aber auch am geschlossenen Holzring ist der dorsale Theil schwächer entwickelt, als der ventrale. Dasselbe Verhältniss findet sich bei Vicia Fontanesii, bei Borago, Anchusa, Tournefortia heliotropoïdes u. a. Bei letzterer ist namentlich auffallend, wie die an der Peripherie des Holzringes stehenden Bastbündel auf der Rückenseite stark, oft auf eine Bastfaser, reducirt erscheinen. Viel weniger ausgeprägt ist dies Verhältniss bei Hyoscyamus niger und Lithospermum arvense. Man könnte geneigt sein, die ungleiche Entwicklung der anatomischen Elemente mit der bekannten Thatsache zu parallelisiren, dass an geneigten Ästen häufig die Unterseite stärker entwickelt ist, als die Oberseite. Jedenfalls aber ist in dem vorliegenden Falle an eine directe Einwirkung der Schwerkraft kaum zu denken, schon desshalb, weil, wie erwähnt, die Differenz der anatomischen Verhältnisse auf Bauch- und Rückenseite im Jugendzustande der betreffenden Achsen eine größere ist, obwohl sie zu dieser Zeit von der Verticalen viel weniger abweichen, als später.

Da wo, wie z. B. bei Borago, die Rückenseite auch im fertigen Zustande abgeplattet ist, hat auch der Gefäßbündelring eine dem Querschnittsumfang entsprechende Gestalt. Er ist also bei Urtica z. B. kein Kreis, sondern nähert sich einer Ellipse, deren kleine Achse senkrecht steht auf der Rückenfläche.

Außer dem oben erwähnten analogen Fall bei manchen geneigten Ästen ist hier noch an die Thatsachen zu erinnern, die Hegelmaier[1]) an kriechenden Lycopodienstämmen gefunden hat. Die Xylemmassen sind auch hier auf der Bauchseite stärker entwickelt, und ein den Fibrovasalstrang von der Rücken- zur Bauchseite halbirender Schnitt trennt Holzmassen von gleichem Umfang und annähernd gleicher Gestalt. Wie Hegelmaier a. a. O. hervorhebt, steht also die Anordnung und Form der Stränge in deutlicher Beziehung zum bilateralen Charakter der kriechenden Hauptachsen jener Lycopodien, einer Beziehung, die in den obigen Fällen auch für die dorsiventralen Sprosse zu constatiren war.

---

1) Hegelmaier, Zur Morphologie der Gattung Lycopodium, Botan. Zeitung 1872, pag. 789 u. 790.

Digitized by Google

Übersicht über die Ergebnisse.

A. Allgemeine.

1. Wie es radiäre und bilateral-symmetrische (zygomorphe) Blüten, radiär und dorsiventral gebaute Pflanzenorgane gibt, so ist auch zu unterscheiden zwischen radiär und dorsiventral verzweigten. Die dorsiventrale Verzweigung äußert sich darin, dass verschiedene Seiten des Mutterorganes (Bauch- und Rückenseite) sich verschieden verhalten in Bezug auf die Production seitlicher Sprossungen, sei es nun, dass die verschiedenen Seiten verschiedene Sprossungen produciren (Caulerpa, Rhizokarpeen etc.), oder dass nur Eine Seite mit solchen ausgestattet ist, wie bei den oben beschriebenen Inflorescenzen.

2. Dorsiventral verzweigte Organe finden sich von den einfachsten bis zu den complicirtest gebauten Pflanzenformen; die von den letzteren abstrahirte Spiraltheorie ist nicht nur entwicklungsgeschichtlich, sondern auch in Bezug auf die darin supponirte Allgemeingiltigkeit des radiären Typus unrichtig.

3. Die Beziehungen von Blatt und Spross an dorsiventralen Organen zu einander sind gewöhnlich der Gesammtsymmetrie des Sprosssystemes untergeordnet.

4. Die dorsiventralen Organe lassen eine Bildung der Dorsiventralität entweder zum Substrate oder zu ihrem Mutterorgane erkennen.

5. In allen untersuchten Fällen wurde constatirt, dass die dorsiventrale Verzweigung nicht auf nachträglicher Verschiebung, Verwachsung etc. beruht, sondern eine Eigenthümlichkeit schon des Vegetationspunktes ist. Wo Verschiebungen etc. vorkommen und eine dorsiventrale Stellung radiär angelegter Organe bewirken, lassen sich dieselben nachweisen.

6. Es ist zu unterscheiden zwischen apicalen und intercalaren Vegetationspunkten, zwischen aus intercalaren Vegetationspunkten und aus Intercalirung hervorgegangenen Sprossungen. Auch die ersteren entstehen in gegen den Vegetationspunkt hin gerichteter, progressiver Reihenfolge. Die acropetale Entstehung seitlicher Organe ist somit nur ein Specialfall, in dem der Vegetationspunkt apical liegt, dieselbe Entstehungsfolge findet sich auch bei basaler Lage des Vegetationspunktes (s. Text) und wird desshalb mit dem allgemeingiltigen Ausdruck der progressiven Organentwicklung bezeichnet. Intercalare Vegetationspunkte mit progressiver Organentwicklung gehen immer aus apicalen hervor, sie finden sich nicht nur bei Algen (Ectocarpeen etc. s. Text), sondern auch bei Angiospermen, so an der Inflorescenz von Ficus carica, in den Blattachseln von Aristolochia, Menispermum etc. und an Blüten.

B. Specielle.

7. Bei einer Anzahl Algen (Herposiphonia, Polysiphoniae sp., Caulerpa etc.) sowie den Rhizokarpeen findet die dorsiventrale Verzweigung ihren Ausdruck darin, dass auf der Rückenseite Blätter (resp. blattartige Sprossungen), auf

Digitized by Google

den Flanken Seitenzweige, auf der Bauchseite Wurzeln (bei Salvinia Wasserblätter) stehen.

8. Dagegen stehen bei den Lemnaceen und Utricularia die Sprosse auf der Rückenseite, bei letzterer die Blätter auf den Flanken, eigentliche Axillarsprosse finden sich hier so wenig als bei den sub 7 genannten Pflanzen, vgl. oben unter 3 und bezüglich der Einzelnheiten den Text.

9. Auch Spirodela polyrhiza stimmt in Bezug auf die Anlegung der Sprosse mit Satz 8 überein, der geförderte Spross kommt hier indess durch Verschiebung auf die Bauchseite zu stehen. Analoge Verschiebungen erfahren die Archegonien der Marchantieen, die — wenn in Mehrzahl in progressiver Reihenfolge angelegt — auf der Rückenseite des Fruchtstandes entspringen, später auf dessen Unterseite gerückt werden.

10. Die Inflorescenzzweige von Urtica dioïca entstehen auf der Rückenseite der Inflorescenzachse, und auf der Rückenseite der Inflorescenzachse und ihrer Seitenzweige die Blütenknäuel. Das Achsengerüst, auf welchem die letzteren stehen, entspricht somit dem Dorsteniakuchen.

11. Die Blüten von Dorstenia stehen auf einer dichotomisch verzweigten Vegetationsfläche, die Deutung als Cyme ist, wie sich aus der Entwicklungsgeschichte ergibt, unrichtig.

12. Eben so findet bei der Bildung des Blütenbechers der Feige keinerlei Verwachsung etc. statt, der Becher entsteht vielmehr durch die Thätigkeit eines intercalaren Vegetationspunktes.

13. Bei Dorstenia und Ficus entstehen die Blüten theils in progressiver Reihenfolge, theils werden sie intercalirt. Dasselbe gilt für die ovula einiger Placenten, z. B. Glaucium.

14. Die Papilionaceen haben neben radiären Blütenständen eine ganze Anzahl von dorsiventralen, zu denen der größte Theil der bisher als »einseitswendig« bezeichneten gehört. Die untersuchten Gattungen: Vicia, Lathyrus, Orobus, Pisum, Ervum, Ononis, Anthyllis, Lotus, Hippocrepis und Trifolium (ex parte) zeigen das Gemeinsame, dass die Blüten immer auf der Bauchseite der Inflorescenzen stehen. Im Übrigen sind die Verhältnisse hier in verschiedenen Modificationen ausgebildet, bezüglich deren auf den Text zu verweisen ist.

15. Auch die Boragineen haben durchgehends dorsiventrale Inflorescenzen mit Blüten auf der Rückenseite der Inflorescenzachse; sind Blätter vorhanden, so stehen sie wie bei Utricularia auf den Flanken der letzteren. Die Deutung als »Wickel« ist unrichtig, die Inflorescenzen sind vielmehr als einseitige Trauben oder Ähren zu bezeichnen. Eben so verhält es sich bei einer Anzahl anderer als Wickel bezeichneter Inflorescenzen, so z. B. Hyoscyamus niger, Helianthemum etc.

16. Die Inflorescenz von Klugia notoniana ist ebenfalls dorsiventral, die Blüten stehen auf der Rückenseite, die Blätter in zwei Reihen auf den Flanken, die obere Reihe besteht aus Brakteen, die untere ist steril wie bei Halophila.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Herposiphonia repens Naegeli. Vorderer Theil eines Pflänzchens. *v* Scheitelzelle desselben, b_1—b_5 Blätter, *Sp* Seitenspross, *W* Wurzel, *p* primärer Seitenzweig des Blattes, *h* Haare desselben.

Fig. 2. Schema der Stellungsverhältnisse der seitlichen Sprossungen von Fig. 1. Dasselbe gilt auch für Caulerpa prolifera, nur dass bei derselben nur Eine Blattreihe auf der Rückenseite steht.

Fig. 3. Vegetationspunkt von Polyzonia jungermannioïdes. *Ag*.

Fig. 4. Lemna trisulca. Junger Spross von der Rückenseite. Auf derselben zwei Tochtersprosse, deren Überwallung bereits begonnen hat.

Fig. 5. Schema für die Stellungsverhältnisse von Lemna. *sp* Tochtersprosse, *W* Wurzel. Setzt man statt der ersteren Blätter, so gilt das Schema auch für Polyzonia, abgesehen von der Abplattung des Muttersprosses.

Fig. 6. Junge Inflorescenzen (*If*) von Urtica dioïca von der Rückenseite gesehen. *V* ist der Vegetationspunkt des zwischen ihnen stehenden Laubtriebes. *f* das Laubblatt, in dessen Achsel die ganze Gruppe steht. *sti* die eine stipula, die andere ist entfernt.

Fig. 7. Eine ältere Inflorescenz von der Rückenseite. Auf derselben ist eine Anzahl von Inflorescenzzweigen angelegt.

Fig. 8. Ähnliches Stadium von der Bauchseite.

Fig. 9. Vorgeschrittenere Inflorescenz von der Rückenseite. Auf derselben hat sich ein System von secundären und tertiären Inflorescenzzweigen entwickelt. Die letzteren tragen theilweise Blüten (*b b*), deren Brakteen nicht gezeichnet sind. Auch auf der Inflorescenzachse selbst ist eine Blüte aufgetreten, deren Braktee als gekrümmter Wall sichtbar ist.

Fig. 10. Ende einer Inflorescenzachse, an der die Zweigbildung aufgehört hat und Blütenbildung eingetreten ist. *V* Vegetationspunkt der Inflorescenzachse, I—VII Systeme von Blütenknäueln, dem Alter nach numerirt. Bei I ist das Primordium des Blütenknäuels in der Anlage begriffen, vor demselben erscheint zuerst die primäre Blüte *B* (bei IV u. VI ist dieselbe nicht sichtbar). Aus dem Primordium gehen die weiteren Blüten B_2, B_3 u. s. w. hervor; in den in der Figur dargestellten Stadien auf die Art, dass jeweils der mittlere von drei Höckern zur Blüte wird, während die andern sich weiter verzweigen.

Fig. 11. Inflorescenzachsenende von der Flanke, *B* primäre Blüte, *Br* Brakteen.

Fig. 12. Ende einer älteren Inflorescenzachse, bei der die Blütenbildung im Erlöschen begriffen ist. Die Braktee der letzten Blüte greift um das Ende des Vegetationspunktes herum.

Fig. 13. Lathyrus rotundifolius. *Ax* Achsenende der Pflanze, welches der Rückenseite der Inflorescenz *If* anliegt. Die letztere steht in der Achsel des Laubblattes *f*, das mit den Stipulen (*sti*) versehen ist. Auf der Flanke der Inflorescenz ist eine Blüte (*bl*) sichtbar.

Fig. 14. Vicia Cracca. Inflorescenz von der Bauchseite, vor Anlegung der Blüten. Sie steht zwischen dem Laubblatte (*f*) und der Stipula (*sti*).

Fig. 15. Lathyrus rotundifolius. Inflorescenz im Längsschnitt. Sie trägt nur auf der Bauchseite Blüten (*bl*), die unterste hat eine Braktee angelegt (*br*), *v* ist der Vegetationspunkt der Inflorescenz.

Fig. 16. Lathyrus rotundifolius. Blütentragende Inflorescenz von der Bauchseite.

Fig. 17. Dieselbe Inflorescenz von der Rückenseite.

Fig. 18. Inflorescenz von Vicia Ervilia von der Bauchseite, dieselbe trägt zwei Blüten, zwischen denselben das Ende der Inflorescenzachse Ax.

Fig. 19. Inflorescenz von Vicia Cracca von der Bauchseite.

Fig. 20. Dieselbe von der Rückenseite.

Fig. 21. Trifolium lupinaster. Junge Inflorescenz. Es ist erst Eine hufeisenförmige Reihe von Blüten angelegt.

Fig. 22. Lotus corniculatus. Ende einer blühenden Pflanze von oben. *If.* ältere Inflorescenz. v Vegetationspunkt derselben. b_1—b_5 Blüten. *If* jüngere Inflorescenz noch ohne Blüten. V Vegetationspunkt der blühenden Pflanze.

Fig. 23. Anthyllis vulneraria. Jüngere und ältere Inflorescenz von oben.

Fig. 24. Trifolium pratense, junge Inflorescenz. Die ersten Blüten sind auf der Bauchseite aufgetreten. Ax Ende der Hauptachse.

Fig. 25—30. Dorstenia caulescens.

Fig. 25. Junge Inflorescenz von der Bauchseite. Es hat sich die Vegetationsfläche (V) als schräge Abflachung gebildet. An derselben sind bereits drei Blätter aufgetreten, b_1, $b_{2\alpha}$ und $b_{2\beta}$, dadurch ist die Vegetationsfläche in 4 Vegetationspunkte v_α—v_δ getheilt.

Fig. 26. Ähnliches Stadium, von der Flanke.

Fig. 27. Ältere Inflorescenz von der Bauchseite. Die Vegetationsfläche ist vergrößert und am Rande in 6 Vegetationspunkte getheilt (von denen einer verdeckt ist). Die an den Flanken der Vegetationsfläche stehenden Blätter wölben sich über dieselbe.

Fig. 28. Dichotomirter Vegetationspunkt von unten. f das in der Mitte zwischen v_1 und v_2 stehende Blatt.

Fig. 29. Längsschnitt durch eine ältere Inflorescenz.

Fig. 30. Inflorescenz mit Blüten, deren Anordnung indess nur oben rechts genauer gezeichnet ist. Die schraffirten Blüten sind intercalirt. *ff* sind die Blätter, welche eine Dichotomie der Vegetationsfläche bezeichnen.

Fig. 31. Längsschnitt einer Inflorescenz von Ficus carica. Auf dem Grunde des »Bechers« sind bereits Blüten sichtbar. Die schraffirte Stelle bezeichnet die Zone, die als intercalarer Vegetationspunkt functionirt.

Fig. 32—45. Boragineen.

Fig. 32. Rückenansicht einer kräftigen Inflorescenz von Symphytum officinale. Die Blüten entspringen deutlichst auf der Ober- (Rücken-)Seite der Inflorescenzachse.

Fig. 33. Schema für kräftige Inflorescenzen von Symphytum und Myosotis. Die Blüten (b) entspringen auf der Oberseite der Inflorescenzachse A.

Fig. 34. Rückenansicht eines abpräparirten Endes einer Inflorescenz von Anchusa officinalis mit den Blüten b_1—b_4 und dem Vegetationspunkt v, und den Brakteen br_1—br_3, br_3 ist irrthümlich mit b_3 bezeichnet, die Bezeichnung von br_2 bei der Reproduction ganz weggelassen.

Fig. 35. Dieselbe Inflorescenz von der Bauchseite betrachtet. Man sieht, dass die Brakteen zwei Reihen auf den Flanken der Inflorescenzachse bilden und sich mit ihren vorderen Rändern decken.

Fig. 36. Vorderansicht des Vegetationspunktes der Inflorescenz mit den beiden jüngsten Blüten.

Fig. 37. Seitenansicht desselben. In Figg. 33 u. 34 ist deutlich, dass die Blüten auf der Rückenseite des Vegetationspunktes entspringen.

Fig. 38. Schema für die Sprossverhältnisse der Inflorescenz von Anchusa und, wenn man sich die Brakteen hinweg denkt, auch für schwächere Inflorescenzen von

Myosotis und Symphytum. Man sieht, dass die Blüten hier einen verhältnissmäßig größeren Raum einnehmen, als bei Symphytum und mehr seitlich stehen, die Blätter stehen auf den beiden Flanken.

Fig. 39. Längsschnitt durch eine Inflorescenz von Anchusa.

Fig. 40. Rückenansicht der Inflorescenz von Cynoglossum officinale, b_0 u. b_1 sind die jüngsten Blüten. Die Stellung derselben zum Vegetationspunkt ist im Wesentlichen dieselbe wie bei Anchusa, der Vegetationspunkt ist aber verhältnissmäßig kleiner.

Fig. 41. Seitenansicht des Inflorescenzvegetationspunktes von Lithospermum arvense. Die jüngste Blüte *b* entspringt auf der Rückenseite des Vegetationspunktes *v*, und nimmt, wie

Fig. 42. die Rückenansicht desselben Vegetationspunktes zeigt, die ganze hintere Rückenfläche ein.

Fig. 43. Schema für Inflorescenzen wie Cynoglossum, Echium, Lithospermum etc. Es wird hier der Einfachheit halber supponirt, die Blüten entständen durch Theilung des Vegetationspunktes. Die Theilungsebenen sind auf einander senkrecht und halbiren den Vegetationspunkt annähernd. Trotzdem ist ersichtlich, dass nur auf der Rückenseite des Vegetationspunktes Blütensegmente abgeschnitten werden.

Fig. 44. Wickelschema.

Fig. 45. Schema für die Inflorescenzen der Boragineen.

Digitized by Google

XVI.

Zur Embryologie der Archegoniaten.

Von

K. Goebel.

(Mit 2 Holzschnitten.)

Die Embryologie der Archegoniaten ist in neuester Zeit so vielfach bearbeitet worden, dass es überflüssig erscheinen könnte, nochmals auf dieselbe zurückzukommen, zumal es meine Absicht hier nicht ist, durch neue Thatsachen das vorhandene Material zu vermehren. Es war das Ziel der neueren Untersuchungen, von denen ich hier die von Kienitz-Gerloff[1]), Vouk[2]), Sadebeck[3]) und vor Allem die von Leitgeb[4]) nenne, ein doppeltes. Einmal galt es, den Aufbau des Zellgerüstes und die Beziehungen desselben zur Organbildung festzustellen, sodann versuchte man, auf Grund der gewonnenen Thatsachen einen weiteren Einblick in die Verwandtschaftsverhältnisse der Archegoniaten zu gewinnen. Vom Standpunkte der neueren Ansichten über die Anordnung der Zellen und das Verhältniss derselben zum Wachsthum sind indess die in Rede stehenden Objekte nicht diskutirt worden, mit Ausnahme einiger Bemerkungen, die Sachs in seinen grundlegenden Arbeiten gegeben hat, und denen sich Sadebeck in seiner Bearbeitung der Gefäßkryptogamen anschloss. Ein Eingehen auf diese Verhältnisse liegt aber um so näher, als Hegelmaier[5]) bei einer langen Reihe vergleichender Untersuchungen an phanerogamen Embryonen zu einem

---

1) Kienitz-Gerloff in Bot. Ztg. 1874, 1875 u. 1878.

2) Vouk, Entwicklung des Embryo von Asplenium Sheperdi. Wiener Akad. der Wiss. 1878, Juli.

3) Sadebeck, Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme in Pringsh. Jahrb. Bd. XI.

— Kritische Aphorismen zur Entwicklungsgeschichte der höheren Kryptogamen.

— Encyklopädie der Naturwissenschaften. 1. Abth. 6. Lief.

4) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 1—5

— Zur Embryologie der Farne. Wien. Akad. 1878, März.

— Studien über Entwicklung der Farne, ibid. Juli 1879.

5) Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime. Stuttgart 1878.

Digitized by Google

Resultate kam, welches eine direkte Consequenz der richtigen Auffassung von dem Verhältniss zwischen Wachsthum und Zelltheilung ist. Er sagt (a. a. O. pag. 183): »Wir wissen kaum mehr, als dass irgend ein Stück des als Vorkeim entstehenden Zellencomplexes den Anfang des Keimes bildet, und dass das fragliche Stück, sowohl bei Mono- als bei Dicotyledonen, aus einer verschiedenen Anzahl von Zellen besteht, je nach den Verhältnissen des vorausgegangenen Gesammtwachsthumes des Vorkeimes, — der Gestalt, welche sein Endstück gewonnen hat, einerseits, und denen des Gesammtwachsthums des Keimanfangs andrerseits — so dass solche Keime, welche in einem frühen Zustande sich durch verhältnissmäßige Länge auszeichnen, der einen, solche, welche sich im entsprechenden Entwicklungsstadium der Kugelgestalt nähern, der anderen Regel folgen«. Mit andern Worten, die Anordnung der Zellen richtet sich nach der Gestalt des ganzen Organs. Gilt dies nun auch für die Embryonen der Archegoniaten? Die folgenden Erörterungen werden suchen, dies an der Hand der vorliegenden Untersuchungen darzuthun. Dabei möge gleich bemerkt werden, dass eine so große Variation in der Form der Embryonen und demgemaß in der Gestaltung ihres Zellgerüstes, wie Hegelmaier sie bei nahe verwandten angiospermen Pflanzen nachgewiesen hat, bei den Archegoniaten im Allgemeinen nicht vorkommt. Gerade daraus, aus der übereinstimmenden Gestalt bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium erklärt sich die große Uebereinstimmung der Embryonen bei den Equiseten und Filicineen im weiteren Sinne.

Embryonen, die während der ganzen Dauer ihres Wachsthums eine allseitig gleichmäßige Entwicklung zeigen, finden sich nur bei Riccia[1]. Der Embryo hat hier ziemlich genau Kugelform. Damit ist nun innerhalb gewisser Grenzen auch sein Zellnetz gegeben. Ist nämlich das sogenannte Princip der rechtwinkligen Schneidung richtig, so muss jeder optische Durchschnitt eines solchen Embryos dasselbe Bild bieten, wie eine beliebige andere Kreisfläche. Dass dem so ist, das zeigt nun in der That die Vergleichung der von Kienitz-Gerloff gegebenen Abbildungen von Embryonen mit den Zellnetzen von ganz differenten Objekten, z. B. Durchschnitten von cylindrischen Embryonen (z. B. denen von Liochlaena lanceolata a. a. O. Taf. IV, Fig. 47), von cylindrischen Algenstämmen (z. B. Giraudia sphacelarioïdes, Goebel. Botan. Zeit. 1878, No. 13) und kreisförmigen Flächen (die Keimscheiben von Reboulia hemisphärica z. B. boten mir Bilder, die mit den von Kienitz-Gerloff für Riccia gegebenen fast identisch sind). Übereinstimmend finden wir in allen diesen Fällen, dass die erste Theilung, die eine solche Kreisfläche erfährt, die durch zwei senkrecht auf einander stehende Durchmesser ist. Sind diese gebildet, so pflegen in den vier

1) Kienitz-Gerloff, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums. Botan. Ztg. 1874.

Digitized by Google

Kreisquadranten Antiklinen aufzutreten, denen sich erst später Periklinen anschließen. (Der Fall, dass zuerst Periklinen auftreten, findet sich bekanntlich bei phanerogamen Embryonen bei Abscheidung des Dermatogens, auch bei Lebermoosantheridien etc.) Dabei ist es ein häufiger Fall, dass die gleichzeitig oder kurz hintereinander auftretenden Antiklinen in zwei benachbarten Quadranten nicht symmetrisch gelagert sind, so dass also z. B. je zwei Antiklinen zweier angrenzenden Quadranten nicht als Stücke Einer Kurve zusammengehören (vergl. z. B. die Antiklinen x und y in Fig. 2 *B*). Die eine Antikline kann ihre Convexität der einen Quadrantenwand, die entsprechende der zweiten Quadrantenwand zukehren. (Vergl. Kienitz-Gerloff a. a. O. Taf. III, Fig. 4 *A*, 6 *B* etc. Goebel a. a. O. Fig. 22 und 23.) Dadurch kommt in das Zellnetz eine gewisse Unsymmetrie, die sich bei elliptischen Zellflächen weniger häufig zu finden scheint, und bei oberflächlicher Betrachtung dazu veranlassen könnte, in solchen Fällen von der Constatirung einer gesetzmäßigen Zellenanordnung überhaupt abzusehen, zumal gerade bei solchen Objekten der Versuch gewöhnlich nicht gemacht wird, eine einmal aufgetretene Wand, die ja unmöglich wieder verschwinden kann, während des ganzen Entwicklungsganges zu verfolgen. Die Bilder der Ricciaembryonen entsprechen somit ganz der allgemeinen Regel, und bieten auf optischen Durchschnittsflächen in Bezug auf Zellenanordnung nichts anderes, als was man bei jeder Fläche mit ähnlichem Umfang sieht. Gehen wir nun von der Betrachtung der Fläche zu der der Kugel über, so ist klar, dass die ersten Theilungswände derselben die Octantenbildung herbeiführen muss. Denn mögen wir ausgehen von einem beliebigen größten Kreise, so wird derselbe in Quadranten zerlegt, entsprechend der Regel der rechtwinkligen Schneidung und der (allerdings weniger durchgreifenden) der Gleichheit der Tochterzellen. Ebenso ist klar, dass die Richtung der ersten Wand zur Archegonachse auch die folgenden Octantenwände bestimmt, die ja senkrecht auf derselben stehen. Theoretisch genommen kann die Richtung der ersten Wand bei einem genau kugelig gedachten Embryo eine ganz beliebige sein, sofern sie nur ein größter Kreis ist. Dass in der Natur diese Richtung aber eine so constante ist, das dürfte eben daher rühren, dass die Embryonen nie genau kugelig sind. Bei Marchantieen z. B. ist die befruchtete Eizelle ein Ellipsoid, die erste Wand steht senkrecht auf dem Längsdurchmesser desselben. Bei der Quadrantentheilung im Embryokügelchen der Angiospermen liegt die Sache in so fern anders, als die Lage der einen Quadrantenwand hier bestimmt ist dadurch, dass sie senkrecht steht auf der vorhergegangenen Transversalwand des Embryoträgers. Ebenso ist es mit den Periklinen in der unteren Hälfte der Marchantiabrutknospen (s. u. Fig. 2 *B*), an Stelle derselben treten bei den Farnembryonen (Fig. 2 *A*) Antiklinen auf. Dass die Lage der ersten Wände durch die Regel der rechtwinkligen Schneidung und die Volumgleichheit der Tochterzellen nicht allein bestimmt wird, dafür bieten

Digitized by Google

sich in der Reihe der Riccieen und der naheverwandten Marchantieen einige lehrreiche Beispiele. Während nämlich in der Gattung Riccia selbst die Form der befruchteten Eizelle, wie oben bemerkt, sich der Kugelform nähert, und ebenso annähernd bei Marchantia polymorpha, Preissia commutata u. a., ist dies bei andern Formen derselben Reihe nicht der Fall. Bei den Riccien ist dies für Sphaerocarpus terrestris durch Kienitz-Gerloff [1]) nachgewiesen. Die befruchtete Eizelle hat hier langgezogene Gestalt, und verschmälert sich nach oben und unten. Ihr Längsdurchmesser übertrifft den Querdurchmesser um das dreifache, und dies Verhältniss steigert sich noch im Verlaufe der weiteren Entwicklung. Demgemäß erfährt der Embryo nicht etwa Quadrantentheilung, sondern es treten in ihm zunächst mehrere Transversalwände auf. Ganz denselben Fall bieten uns die langgezogenen Jungermannieenembryonen, deren Gestalt mit der des Sphaerocarpusembryo ganz übereinstimmt. Leitgeb findet in dieser Übereinstimmung eine wirkliche Annäherung an die Jungermannieen [2]). Allein schon die Thatsache, dass bei ganz unzweifelhaften Marchantieen wie Reboulia und Targionia dasselbe vorkommt, nämlich die Bildung mehrerer über einander liegender Stockwerke vor dem Eintreten der Quadrantenbildung, lässt die Leitgeb'sche Parallelisirung als unhaltbar erscheinen. Die Quadrantenbildung bei Sphaerocarpus tritt auf, nachdem der obere Theil des Embryo ein Breitenwachsthum erfahren hat. Für Reboulia und Targionia hatte Hofmeister [3]) angegeben, dass der Embryo zunächst durch Transversalwände getheilt wird, und dann aus der Spitzenzelle eine zweischneidige Scheitelzelle hervorgehen soll, wie dies beim Laubmoosembryo der Fall ist. Aus eigener Anschauung sind mir diese Verhältnisse nur für Targionia Michelii bekannt. Die Archegonien stehen hier auf dem senkrecht zum Thallus verbreiterten Sprossscheitel in progressiver Anordnung (s. pag. 371 dieses Heftes), die ältesten stehen der Thallusoberseite zunächst. Die Durchmusterung zahlreicher Embryonen hat nun gezeigt, dass die Zelltheilungen im Embryo nicht mit der Regelmäßigkeit vor sich gehen, wie dies sonst der Fall zu sein pflegt. Als häufigstes Vorkommen kann indess das von Hofmeister angegebene bezeichnet werden. Die empfängnisfähige Eizelle ist hier eine annähernd kugelförmige Protoplasmamasse, sie hat beinahe die Hälfte ihres vorherigen Volumens als Bauchkanalzelle abgeschieden. Nach der Befruchtung verändert sich die Gestalt der Eizelle, sie zeigt ein überwiegendes Wachsthum in der Längsachse des Archegoniums, erhält also eine Gestalt wie die von Sphaerocarpus. Ganz wie dort tritt nun auch hier keine Octantenbildung ein, sondern es treten Transversalwände auf, in den von mir beobachteten Fällen allerdings nicht so zahlreich, wie

1) Kienitz-Gerloff, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoos-Sporogoniums. Botan. Ztg. 1875.

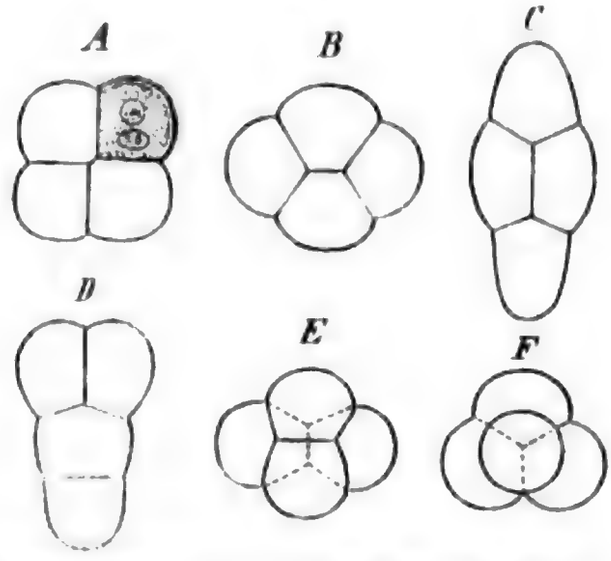
2) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. IV. Heft, pag. 6.

3) Vergl. Unters.

Digitized by Google

Hofmeister sie abbildet. Seine Angabe über das Auftreten einer zweischneidigen Scheitelzelle habe ich nicht bestätigt gefunden. Man erhält allerdings Ansichten, die das Vorhandensein einer solchen äußerst wahrscheinlich machen, eine genauere Beobachtung lehrt indess auch hier, dass im oberen Theil des Embryo Quadrantenbildung stattgefunden hat, und damit eine Übereinstimmung mit den übrigen Marchantieen hergestellt ist. Die Bilder, welche die jugendlichen Embryonen in diesem Stadium darbieten, gleichen auffallend denen, die Kienitz-Gerloff von Sphaerocarpus terrestris und Grimaldia barbifrons gegeben hat[1]). Es wäre somit ohne Interesse, die Zellenanordnung des Targioniaembryos hier weiter zu verfolgen. Auch die oben erwähnten Unregelmäßigkeiten mögen hier nicht weiter verfolgt werden, sie bestehen hauptsächlich in dem Auftreten von zur Archegonienachse schief geneigten Wänden. Das principiell wichtige ist auch hier wieder, dass die Gestalt des wachsenden Organs, speciell des Embryos es ist, welche die Anordnung seiner Zellwände bestimmt, denn hier wie bei Sphaerocarpus hat der Embryo eine langgestreckte Gestalt, nicht weil er, wie ein noch vielfach gebrauchter aber vollkommer sinnloser Ausdruck sagt, »durch Querwände wächst«, sondern es treten Querwände auf, weil der Embryo langgestreckte Gestalt hat. Dass diese Abhängigkeit des Zellgerüstes vom Wachsthum eine durchgreifende Erscheinung ist, das zeigen auch noch andere Thatsachen. So z. B. die Zellenanordnung in den Pollentetraden von Neottia nidus avis (vergl. Fig. 1). Durchmustert man eine größere Anzahl derselben, so zeigen sich Formen verschiedenster Art. Am häufigsten sind diejenigen, die kreisförmige Platten darstellen (Fig. 1 *A*). Sie zeigen die für diese Gestalt typische Quadrantentheilung[2]). Da beide Quadrantenwände nicht genau aneinander ansetzen, so findet sich in der Mitte eine kleine Brechung. Bei der Fig. 1 *B* ist dies Stück schon größer, und man kann zweifelhaft sein, ob hier wirklich eine Quadrantentheilung vorliegt, und nicht in der schon nach einer Richtung langgezogenen Tetradenmutterzelle zwei Transversalwände aufgetreten sind, denen sich dann eine die mittlere Zelle halbirende, auf den ersten senkrechte Radialwand angesetzt hat. Unzweifelhaft der Fall

Fig. 1.



Pollentetraden aus einer und derselben Anthere von Neottia nidus avis nach der Natur.

1) Botan. Ztg. 1875, Taf. X.

2) Es möge hier bemerkt werden, dass in den Theilzellen der Tetraden an Alkoholmaterial mit äusserster Schärfe zwei Kerne sichtbar sind.

Digitized by Google

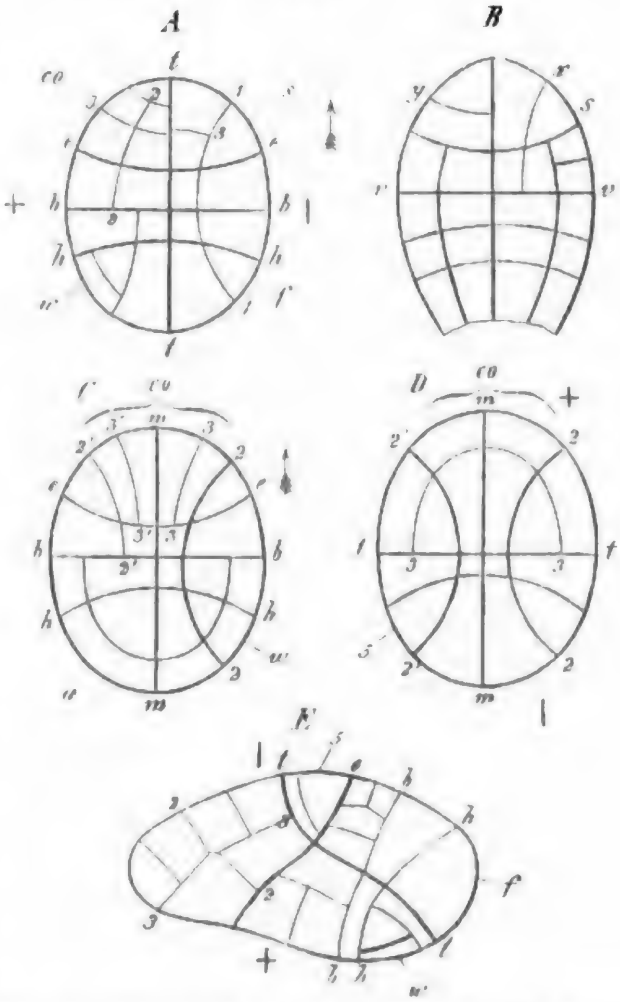
ist dies bei Fig. 1*C*. Hier haben wir eine sehr langgezogene Tetrade, die durch zwei Transversalwände gefächert ist. Die mittlere Zelle hat sich verbreitert und demgemäß eine Radialtheilung erfahren. Das letztere ist der Fall bei der oberen Zelle von Fig. 1*D*. Bei *E* und *F* haben wir nicht mehr mit scheibenförmigen, sondern mit mehr körperlichen Tetraden zu thun. Fig. 1*F* zeigt die bekannte Anordnung, die seit Mohl [1]) als tetraëdrische Vereinigung bezeichnet wird. Fig. 1*E* hat man sich entstanden zu denken dadurch, dass in der kugeligen Mutterzelle zuerst eine Wand auftrat, welche sie in zwei Halbkugeln theilte. Jede derselben zerfällt in zwei Quadranten, die aber verschieden orientirt sind, indem die Quadrantenwände quer zu einander stehen, statt wie gewöhnlich sich aneinander anzusetzen. Für die naheliegende Annahme, dass derartige Figuren wie Fig. 1*E* auch aus einer Verschiebung der tetraëdrischen Anordnung hervorgegangen sein könnten, fehlt die thatsächliche Grundlage. Es findet sich diese Form gemischt mit der tetraëdrischen nicht selten, z. B. bei Sporenmutterzellen von Jungermannieen und Lycopodium Selago. Pollentetraden, die durch drei Transversalwände in vier übereinander liegende Zellen getheilt gewesen wären, habe ich bei Neottia nicht finden können. Wohl aber ist dies nach meinen älteren Skizzen der Fall bei den mehrzelligen Pollen von Typha latifolia, wo im übrigen ganz dieselben Variationen vorkommen wie bei Neottia, also Quadrantentheilung, Tetraëder etc. Auch in diesen Fällen lässt es sich nun constatiren, dass der Vorgang nicht etwa der ist, dass in den gleichgestalteten Mutterzellen das einemal Theilung durch Quadrantenwände, das andremal durch Transversalwände, im dritten Falle Tetraëdertheilung auftritt, sondern diese Theilungsformen richten sich nach der Gestalt der Mutterzelle. Diese ist das Resultat des vorangegangenen Wachsthums, und nach diesem richtet sich das Auftreten der Zellwände. Nur dadurch wird es verständlich, warum in einer langgezogenen Tetradenmutterzelle z. B. nicht auch Quadrantentheilung auftritt, die ja der Regel der rechtwinkligen Schneidung eben so gut entsprechen würde, wie die Theilung durch Transversalwände. Um die Beispiele nicht zu sehr zu häufen, möge nur noch ein Fall erwähnt werden. Dass bei derselben Florideenspecies Tetrasporen mit tetraëdrischer Anordnung und solche, die aus vier in einer Längslinie liegenden Zellen bestehen, vorkommen, ist lange bekannt und bei der Durchsicht einer größeren Anzahl von Exemplaren leicht zu constatiren. Auch hier ist es wieder das Wachsthum der Tetrasporenmutterzelle, welches die Anordnung bestimmt. Was für das Vorkommen innerhalb einer Species, z. B. Callithamnion, gilt, das zeigt sich auch bei der Vergleichung verschiedener Genera, bei denen das Vorkommen der einen oder andern Anordnung constant zu sein scheint, z. B. Polysiphonia mit tetraëdrisch geordneten Tetrasporen und die Coral-

1) Vermischte Schriften pag. 68.

Digitized by Google

lineen mit superponirten. Wie also bei einer und derselben Umfangsform eines Organs die Zellenanordnung eine verschiedene sein kann, z. B. eine confocale und eine coaxiale, so ist auch bei verschiedenen Umfangsformen der Umfang nur insofern das Bestimmende für die Gestaltung des Zellgerüstes, als er ein Ausdruck, eine Funktion des Wachsthums des ganzen Organs ist.

Fig. 2.[1]



B Junge Brutknospe von Marchantia nach der Natur; *E* Embryo von Ceratopteris nach Leitgeb; *A*, *C* und *D* sind Schemata für die Zelltheilungen im Filicineenembryo, entworfen nach einem Modell. *b* Basal-, *t* Transversal-, *h* Hypobasal-, *e* Epibasal Wand, *co* Cotyledon, *s* Stamm, *w* Wurzel, *f* Fuss. Die Ziffern dienen zur Erkennung der einzelnen Wände in den verschiedenen Figuren. Der Pfeil bezeichnet die Richtung des Prothalliumscheitels; | die Prothalliumunterseite, + den Archegonienhals. *C* ist gegen *A* um 90° gedreht (Drehungsachse die Schnittlinie von Transversal- und Medianwand). *D* Vorderansicht, also gegen *A* und *C* um 90° gedreht (Drehungsachse die Schnittlinie von Basal- und Transversalwand). *E* dieselbe Ansicht wie *A*, nur liegend, statt aufrecht gezeichnet. (In Fig. *D* ist statt *s* unten links irrthümlich 5 gesetzt worden.)

Die Vorgänge, durch welche die befruchtete Eizelle der Equiseten und Filicineen in einen Zellcomplex verwandelt wird, ist durch die am Eingang erwähnten Arbeiten so klargelegt, dass eine ganz allgemeine Darstellung derselben möglich ist, um so mehr als die entgegenstehenden Angaben Bauke's über Cyatheaceenembryonen und die von Kny über Ceratopteris sich nicht bestätigt haben[1]). Außerdem sind die bezüglichen Thatsachen neuestens von Sadebeck zusammenfassend bearbeitet worden[2]). Als oberer Theil des Embryos wird im Folgenden der der Prothalliumunterseite (in der Figur 2 durch | bezeichnet), als unterer der dem Halse des Archegoniums (+ Fig 2) zugewandte bezeichnet, die vordere Hälfte ist die dem Vegetationspunkte des Prothalliums zugewandte. Die erste Wand bei den

1) Bezüglich der ersteren vgl. Sadebeck, Kritische Aphorismen zur Entwicklungsgeschichte der höheren Cryptogamen, der letzteren Leitgeb a. a. O.

2) Encyklopädie der Naturwissenschaften, Botanik pag. 210 ff.

Farnen im engeren Sinne, von denen wir hier zunächst ausgehen, nimmt annähernd die Achse des Archegoniums in sich auf. Diese, die Basalwand (*bb* Fig. 2) Vouk's und Leitgeb's [1]), trennt eine vordere stammbildende Hälfte des Embryos von der hinteren wurzelbildenden. Dass diese Wand die erste ist, scheint darauf zu beruhen, dass nach den Angaben der Autoren die befruchtete Eizelle zunächst ein Wachsthum senkrecht zur Archegonachse erfährt. Dass diese Basalwand bei Marsilia um die Archegonachse drehbar ist, wie wir aus Leitgeb's interessanten Versuchen wissen (a. a. O. pag. 6), das ist eine Thatsache, die mit der Regel der rechtwinkligen Schneidung ja ohne Weiteres vereinbar ist. Die vordere, stammbildende Hälfte wird mit Leitgeb zweckmäßig als die hypobasale bezeichnet. Dass die zwei folgenden Wände den Embryo in Octanten zerlegen werden, das ist bei der sich der Kugelform nähernden Gestalt des Embryo vorauszusehen. In der That ist das Auftreten von Octantenwänden neuerdings bei den Filicineen auch allgemein nachgewiesen worden. Ihre Reihenfolge ist indess eine unbestimmte, auch ist sie für den Aufbau des Embryo ganz gleichgültig, denn ihre Richtung ist ein für allemal durch die Basalwand bestimmt, auf der sie senkrecht stehen. Die beiden Wände sind die Transversalwand und die Medianwand, von denen die erstere der Fläche des Prothalliums parallel läuft, die letztere senkrecht auf derselben steht, und nach Vouk der Längslinie des Prothalliums gleichgerichtet ist. Von den zwei vorderen oberen Octanten wird der eine zum Vegetationspunkt des Stammes, der andere erfährt bei den Farnen gewöhnlich keine weitere Differenzirung, die beiden vorderen unteren Octanten wachsen zum ersten Blatte, dem Cotyledon aus, die beiden oberen hinteren Octanten bilden den Fuß, von den beiden unteren hinteren der eine die Wurzel, während der andere gewöhnlich verkümmert, im Wachsthum zurückbleibt.

Stamm- und Wurzelquadrant liegen demnach auf derselben durch die Medianwand gebildeten Embryohälfte, aber in dieser einander diametral gegenüber. Nun treten in der epi- und hypobasalen Hälfte zwei der Basalwand gleichgerichtete Wände auf, die Epibasal- (*e* Fig. 2) und Hypobasalwand (*h* Fig. 2). Diese Wände durchsetzen den Embryo seiner ganzen Dicke nach. Es ist indess eine wohl durch einseitige Betrachtung von optischen Durchschnitten hervorgerufene Täuschung, wenn Vouk sagt, diese Antiklinen seien der Basalwand annähernd parallel. Dies ist bei der annähernd kugeligen Gestalt des Embryo nicht möglich, denn um die Oberfläche desselben und die Transversalwand rechtwinklig zu schneiden, müssen diese Wände gekrümmt sein. Dass dies der Fall ist, das ergeben auch die Abbildungen, so z. B. die Fig. 82, Taf. II [2]) von Kienitz-Gerloff.

---

1) Leitgeb, Zur Embryologie der Farne, pag. 10 des Sep.-Abdr. aus dem LXXVII Bd. der Sitzgs.-Ber. der Wiener Akad. 1878.

2) Botan. Ztg. 1878, Kienitz-Gerloff, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel, und die Embryoentwicklung einiger Polypodiaceen.

Digitized by Google

Es zeigen dieselben, dass die Wände ihre Convexität der Basalwand zukehren. Sie sind derselben also nicht parallel, sondern nur gleichgerichtet. Es ist dieses Auftreten zweier, einer der Octanten- resp. Quadrantenwände gleichgerichteten Antiklinen von weitester Verbreitung bei kugel-, resp. kreisförmigen Organen. So z. B. an jungen Köpfchenhaaren von Althaea rosea. Die Oberansicht eines solchen Haares stimmt genau mit der Seitenansicht eines 16zelligen Farnembryo. Fig. 2 *B* zeigt die analogen Wände bei einem flächenförmigen Gebilde, einer jungen Brutknospe von Marchantia polymorpha. (Es möge bei dieser Gelegenheit bemerkt werden, dass die Abbildungen, welche Lürssen von der Entwicklung der Brutknospen von Lunularia vulgaris gibt[1]), die Zellenanordnung nur ungenau zeigen). Die jungen Brutknospen dieser Pflanzen bilden für die Beurtheilung der Wandrichtung insofern ein instruktives Beispiel, als die erst auftretenden Transversalwände der annähernd cylindrischen Form der jungen Brutknospe entsprechend eben sind. Dann erweitert sich die obere Zelle und erhält annähernd Halbkreisform. Die jetzt auftretende Wand ist nicht mehr eben, sondern, um den Umfang rechtwinklig zu schneiden, gekrümmt, ihre Convexität der Basis der Brutknospe zukehrend. Auch hier wieder zeigt sich also, dass der Winkel, unter dem die Zellwände sich aneinander ansetzen, keineswegs ein beliebiger ist, wie dies früher ausgesprochen worden ist. — Es ist klar, dass die Epi- und Hypobasalwand auf allen Seitenansichten des Embryo als Antikline erscheinen muss, auf der Vorder- und Hinteransicht desselben dagegen als Perikline So ist es auch in Fig. 2 *D*, wo die Basalwand die äußere Umgrenzungder Figur bildet. Wäre diese Ansicht als Projection der Wände auf die Basalwand gezeichnet, so würde die Epibasalwand als der Basalwand dicht parallel verlaufende Perikline erscheinen. Durch die Epi- und Hypobasalwand sind zu beiden Seiten der Basalwand, vorn und hinten zwei Stücke abgegrenzt worden, welche die neueren Embryologen als epi- und hypobasales Glied bezeichnen. Die weiteren Theilungen desselben interessiren hier weniger, nur so viel mag bemerkt sein, dass durch zwei mit der Transversalwand gleichgerichtete Antiklinen, die sodann durch perikline Wandstücke mit der Transversalwand verbunden werden, ein innerer, im Querschnitt annähernd als Quadrat erscheinender Zellkomplex, der das axile Stranggewebe bildet, von einem äußeren, rindenbildenden abgetrennt wird. Jenen Antiklinen werden wir ohnehin im Folgenden noch begegnen, da sie nicht dem hypo- und epibasalen Gliede eigenthümlich sind, sondern durchgehen. Kehren wir nun zurück zur Betrachtung der epibasalen Hälfte des Embryo, so besteht dieselbe dem Gesagten zufolge aus dem epibasalen Gliede und vier vorderen Zellen, welche die Gestalt von sogenannten dreiseitigen Scheitelzellen haben. Sollten sie diese dauernd behalten (die Scheitelzelle der gewöhnlichen Annahme nach als

1) Lürssen, Medicinisch-pharmaceutische Botanik. I, pag. 392, Fig. 90.

Digitized by Google

persistirend gedacht), so würde dies einfach zu Stande kommen dadurch, dass Wände auftreten, die abwechselnd der Transversal-, Median- und Epibasalwand, resp. der Basalwand gleichgerichtet wären. Dieser Vorgang findet indess nur in einem der vorderen oberen Octanten statt, demjenigen, der den Vegetationspunkt des Stammes bildet. Dieser Vorgang ist desshalb von besonderem Interesse, weil er in klarster Weise Rechenschaft gibt von dem Zustandekommen der sogenannten dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Ein Stück des Embryos, das die eben bezeichnete Gestalt hat, bleibt embryonal, neue Wände treten der Regel der rechtwinkligen Schneidung entsprechend parallel den schon vorhandenen Wandrichtungen auf, so entsteht eine der Form nach persistirende dreiseitig pyramidale apicale Zelle. Dass die Scheitelzelle nicht am raschest, sondern gerade in dem am langsamsten wachsenden Octanten auftritt, das zeigt die Vergleichung von Fig. 2 *A* mit Fig. 2 *E*, welche die entsprechende, aber um 90° gedrehte Seitenansicht eines älteren Embryos ist. Wie man sieht, sind dort Stamm- (*s*) und Wurzelquadrant (*w*) sehr zurückgeblieben gegen das Wachsthum des Cotyledons und des Fußes. Die Wand 1 in Fig. 2 *A* setzt sich der Epibasalwand an, und läuft der Transversalwand gleichsinnig. Ebenso gut könnte auch die der Epibasal- oder der Medianwand gleichsinnige Wand zuerst auftreten. Fragt man sich, warum in den anderen Quadranten keine Scheitelzelle zu Stande kommt, so kann es sich hier natürlich nur um das Wie dieses Vorganges, nicht aber um seine causalen Beziehungen handeln. Wie Fig. 2 *C* zeigt, treten in den zwei vorderen unteren, den Cotyledon bildenden Octanten zunächst zwei der Medianwand gleichsinnig verlaufende Wände, in der Figur mit 2 und 2′ bezeichnet auf. Dabei muss die Wand 2 in Fig. 2*A*, wo die Medianwand in der Ebene des Papiers liegt, selbstverständlich als Perikline erscheinen, während sie in Fig. 2 *C*, bei um 90° gedrehtem Embryo, folglich in der Ebene des Papieres liegender Transversalwand, als Antikline erscheint. Dass die Wände 2 und 2′ die Transversalwand rechtwinklig schneiden, tritt bei allen genaueren Figuren, namentlich denen Leitgeb's dadurch sehr schön hervor, dass die Wände 2 und 2′ gekrümmt sind, wie die Epi- und Hypobasalwand, und ihre Convexität der Medianwand zukehren. Wir haben jetzt also zwei seitlich gelegene dreiseitige Scheitelzellen, begrenzt von der Transversalwand (Papierebene), der Epibasalwand und den Wänden 2 und 2′, oben vorne am Cotyledon liegen zwei Scheitelzellen, wie sie sich zum Beispiel bei Blasia und den Jungermannieen finden. Dass nun die dreiseitigen, seitlichen Scheitelzellen nicht die Segmentation wie die Stammscheitelzellen zeigen, das liegt an dem Ausbleiben der der Transversalwand parallelen Wände. In sämmtlichen apicalen Zellen des Cotyledons findet man nämlich fortan nur die zwei der Medianwand und der Basalwand parallelen, einander senkrecht aufgesetzten Wandrichtungen, mit andern Worten, das Vorderende des Cotyledons wird eingenommen von einer Reihe gleichwerthiger

Digitized by Google

Randzellen. Dass dem so ist, dass nicht die drei in der Stammscheitelzelle auftretenden Wandrichtungen auch in den ursprünglichen Blattscheitelzellen auftreten, das hängt von der specifischen Natur der beiden Organe ab. Obwohl die vorhandenen Figuren und Angaben keinen ganz sichern Anhaltspunkt dafür geben, ist doch die Annahme im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die zwei Cotyledonaroctanten schon frühzeitig Flächenwachsthum zeigen, in Folge dessen nur die zwei, auf dieses Wachsthum bezüglichen, der Median- und der Basalwand parallelen Wandrichtungen auftreten. Das Causalverhältniss ist aber nicht das, dass das Blatt ein Flächenwachsthum zeigt, weil in seinen Scheitelzellen die erwähnte Segmentirung auftritt, sondern umgekehrt die letztere ist eine Folge des Flächenwachsthums. Auch in Fig. 1 *B*, der Marchantiabrutknospe, sind durch die Antiklinen x und y dreiseitige Zellen herausgeschnitten worden. Bekanntlich funktioniren dieselben aber nicht als Scheitelzellen. Wie die Betrachtung älterer Stadien zeigt, werden sie ganz in derselben Weise »ausgefüllt«, wie dies von der Scheitelzelle der Farnprothallien bekannt ist. Es tritt nämlich eine an die Seitenwände der Scheitelzelle sich ansetzende Perikline auf, der sich dann einige Antiklinen ansetzen und so die durch die Scheitelzelle im Zellgerüst gebildete Lücke ausfüllen[1]). Es ist nicht schwer, in der nach Leitgeb copirten Abbildung Fig. 2 *E*, welche einen älteren Embryo von Ceratopteris darstellt, die in Fig. 1 *A* gezeichneten Wände zu erkennen, sie sind der Fig. 1 entsprechend beziffert worden. Besonders instruktiv ist die Biegung, welche die Transversalwand erfahren hat. Die untere Hälfte des Embryo erfährt ganz analoge Theilungen wie die obere. Durch den beim Stammoctanten geschilderten Vorgang bildet sich auch die Wurzelscheitelzelle, mit dem einzigen Unterschiede, dass durch eine Perikline ein Stück als erste Wurzelkappe abgeschieden wird. Der neben der Wurzel liegende hintere untere Quadrant verkümmert, ebenso wie der neben der Stammscheitelzelle liegende untere vordere Quadrant bei Salvinia und Ceratopteris nur Haare producirt, während bei Marsilia der zweite Cotyledon aus ihm hervorgeht. Auch das Wachsthum des Fußes bietet nichts bemerkenswerthes, die Vermuthung, dass die denselben bildenden Quadranten zwei nach Art der Stammscheitelzelle segmentirte Scheitelzellen besitzen, ist nach den vorhandenen Figuren nicht ausgeschlossen. Noch bleibt die Figur 2 *D* zu erörtern. Es ist dies eine Seitenansicht des Embryos vom Prothalliumscheitel her, die man somit auch als Vorderansicht bezeichnen kann. Hier liegt die Basalwand in der Ebene des Papiers, demgemäß erscheinen alle derselben gleichsinnig verlaufenden Wände als Periklinen.

---

1) Dabei ist es von Interesse, dass der, resp. die Vegetationspunkte der Brutknospe nicht an den ausgefüllten, apicalen Lücken liegen, wie z. B. bei den Farnprothallien, sondern bekanntlich seitlich.

Digitized by Google

Eine Vergleichung des Embryos der verschiedenen Abtheilungen der Gefäßcryptogamen liegt nicht in der Absicht der vorstehenden Erörterungen, zumal Sadebeck dieselbe in durchaus zutreffender Weise durchgeführt hat. Nach seinen Angaben stimmt die Entwicklung des Embryos von Equisetum in allen wesentlichen Punkten mit den vorstehenden überein. Es finden sich zwei Cotyledonen wie bei Marsilia, die mit dem ersten, vom Stamme gebildeten Blatte zum ersten Blattringwall heranwachsen. Das Verständniss des Aufbaus des Equisetenembryo nach den Sadebeck'schen Figuren wird indess dadurch erschwert, dass er nicht, wie dies bei den hier beigegebenen Schemata's durchwegs geschehen ist, immer eine der Octantenebenen in die Ebene des Papiers fallen lässt, sondern den Embryo bei schiefen Stellungen dieser Ebenen darstellt. So entstehen zwar durchwegs naturgetreue Bilder, welche aber die Wände in projektivisch schief verzerrten Richtungen zeigen. Der wahre Verlauf desselben wird wie bei den Farnen am klarsten durch Aufzeichnungen derselben auf Modelle. Was endlich die Selaginellenembryonen betrifft, so zeigen auch sie, nach Pfeffer's Schilderung [1]), vollkommenste Übereinstimmung mit den über die Zellenanordnung aufgestellten Sätzen. Es wird durch eine zur Archegonachse senkrechte Wand die Eizelle in zwei Hälften zerlegt, von denen die eine obere, dem Archegonhals zugekehrte zum Embryoträger, die untere zum eigentlichen Embryo wird. Die letztere Zelle zerfällt durch eine der ersten senkrecht aufgesetzte Wand in zwei Hälften. Nach dem Farnschema sollte jetzt eine Octantenwand kommen, die aber nach Pfeffer's Schilderung nicht auftritt. Vielmehr wird durch eine der erst aufgetretenen gleichsinnige, aber gebogene Wand eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet. Ob trotzdem mit Vouk und Sadebeck das Auftreten einer Octantenwand anzunehmen ist, das möge dahingestellt bleiben. Nach Leitgeb's neueren Untersuchungen, nach denen auch bei Salvinia zuerst eine dreischneidige Scheitelzelle auftritt, und erst später die zweischneidige aus ihr hervorgeht, ist ein analoges Verhalten immerhin nicht unwahrscheinlich; andrerseits aber harmoniren, wie schon oben hervorgehoben, die von Pfeffer gegebenen Abbildungen durchaus mit den allgemeinen Regeln der Zellenanordnung. Ein näheres Eingehen auf die Zellenanordnung im Selaginellenembryo mag desshalb hier unterbleiben.

Wohl aber ist hier noch einiger Ansichten zu gedenken, die auf Grund der embryologischen Untersuchungen einmal gegen die im Vorhergehenden festgehaltenen Ansichten über Zellenanordnung, und andrerseits über den genetischen Zusammenhang der verschiedenen Abtheilungen der Archegoniaten aufgestellt worden sind. Kienitz-Gerloff sagt nämlich [2]), da das

1) Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hanstein, Bot. Abhandlungen.

2) Unters. über die Entwicklungsgesch. der Laubmooskapsel, pag. 12 d. Sep.-Abdr.

Digitized by Google

Zellnetz der Embryonen bei Bryineen- und Jungermannieenembryonen trotz der übereinstimmenden äußeren Form derselben ein verschiedenes sei, so glaube er nach wie vor, zwischen der Theilung einer flachen Scheitelzelle durch transversale und der einer zwei- oder dreischneidigen durch wechselnd geneigte Wände einen fundamentalen Unterschied erkennen zu müssen. Dass bei gleichem äußerem Umfang doch eine ganz verschiedene innere Vertheilung des Wachsthums stattfinden kann, ist längst bekannt. Jedermann weiß, dass ein Wurzel- und ein Stammvegetationspunkt sehr häufig denselben Umfang haben, trotzdem ist das Zellnetz in beiden Fällen ein ganz verschiedenes. Dass aber zwischen »der Theilung einer Scheitelzelle durch transversale und der einer zweischneidigen durch wechselnd geneigte Wände ein fundamentaler Unterschied« bestehen soll, ist eine nicht stichhaltige Meinung. Ich habe für Metzgeria furcata im Einzelnen nachgewiesen [1], dass je eine Wand der Scheitelzelle mit der ersten antiklinen Wand des gegenüberliegenden Segmentes zu Einer Antikline zusammengehört. Mit andern Worten, die Segmentirung der zweischneidigen Scheitelzelle von Metzgeria unterscheidet sich von der von Dictyota (Fächerung durch Antiklinen) dadurch, dass im letzteren Falle — wenn wir uns die Symmetrieachse des ganzen Systems gezogen denken, — die zwei zu einer Antikline gehörigen Stücke auf einmal, bei Metzgeria aber ungleichzeitig auftreten. Weiter vom Scheitel entfernt, sobald die einzelnen Antiklinen ergänzt sind, ist der Bau des Metzgeriavegetationspunktes (cfr. a. a. O. Taf. VII, Fig. 1) im Wesentlichen ganz derselbe, wie der von Dictyota. Nur sind bei Metzgeria die Brechungen gewöhnlich stärker, auch weicht der Umfang von dem von Dictyota ab, und sind bei einzelnen Anti- und Periklinen, namentlich bei jungen Sprossen (vgl. die Abbildungen a. a. O.), nicht alle zu einer Kurve gehörigen Stücke ausgebildet, was übrigens ein sehr häufiges Vorkommen ist. Dass solche unterbrochene Antiklinen, bei denen hie und da eine Zelle übersprungen wird, nichts desto weniger als zusammengehörige, zum Wachsthum in engster Beziehung stehende Wandrichtung aufzufassen sind, das folgt aus der hier adoptirten Ansicht über das Verhältniss von Wachsthum und Zelltheilung von selbst. Kienitz-Gerloff's Abbildungen von Moosembryonen zeigen nun, dass das für Metzgeria Gesagte auch für sie gilt. Der Unterschied ist nur der, dass im Bryineenembryo jede Segmentwand so gebrochen wird, dass das untere Stück derselben später als Radialwand, das obere als Antikline erscheint. So ist es nun auch mit der Wand, welche die zweischneidige Segmentirung im Embryo einleitet. Sie setzt sich einer die Achse des Archegoniums quer schneidenden Wand an, verläuft aber nicht in der Archegonienachse, sondern schief zu derselben, sich der einen Seite des Umfangs rechtwinklig auf-

1) Goebel, Über das Wachsthum von Metzgeria furcata und Aneura, Arbeiten etc II. Bd. 2. Heft.

Digitized by Google

setzend. Es ist dies eine weit verbreitete Erscheinung. Derselbe Vorgang findet sich z. B. beim Entstehen der Farnsporangien, bei Farnprothallien, bei der Keimung von Aneura, der Bildung der marginalen Adventivsprosse von Metzgeria u. a. Nach Kienitz-Gerloff soll nun diese schräge Wand der Quadrantenwand im Embryo der Lebermoose zu vergleichen sein [1]). Dieser Vergleich ist nach dem Sinne seines Urhebers ein phylogenetischer, gestützt auf die Angabe, dass die Quadrantenwände bei den niederen Abtheilungen der Lebermoose eine »Neigung« haben sollen, sich schief an einander anzusetzen. Die eine der zwei Zellen, in welche die apicale Zelle des Embryos der Bryineen zerfällt, soll dann ein unterdrückter Quadrant sein, die andere ist die Scheitelzelle. Ja dieser Vorgang soll sich fortwährend wiederholen, das Segment soll immer ein unterdrückter Quadrant sein, und der ganze Vorgang ein ähnlicher, wie er bei der Bildung einer Schraubel auftrete (a. a. O. pag. 4). Diese Hypothese entbehrt indess der thatsächlichen Begründung. Dies geht schon daraus hervor, dass sie, wie ihr Autor ausdrücklich hervorhebt, zu der wunderlichen Folgerung führt, die Laubmooskapsel als einer Längshälfte der Lebermooskapsel äquivalent, und das Sporogonium nebst Stiel aufzufassen als ein »seitliches« Gebilde, vielleicht ein Blatt, eine Auffassung, die dadurch gestützt wird, dass das Farnblatt mit dem Laubmoos-Sporogonium denselben Wachsthumsmodus theilt, dass die Verjüngung der Scheitelzelle in beiden Fällen mit dem gleichen Theilungsvorgang abschließt« etc. (Kienitz-Gerloff in Botan. Zeit. 1878.) Es scheint mir aber mit dem Satze, dass das Moossporogonium und Farnblatt sich in ihrer ersten Anlage nur dadurch unterscheiden, dass letzteres eine starke Flächenentwicklung aufweist, während ersteres zu einem cylindrisch-spindelförmigen Körper wird, nichts gewonnen zu sein (Kienitz-Gerloff a. a. O.). Die Thatsache, dass auch bei Lebermoosen die Quadrantenwände sich zuweilen schief an einander ansetzen, berechtigt noch nicht, die Quadrantentheilung als etwas für die ganze Archegoniatenreihe Typisches aufzufassen. Die Laubmooskapsel nebst Seta ist eben so gut ein terminales Gebilde am Embryo, wie die Lebermooskapsel. Nach der Kienitz-Gerloffschen Auffassung müsste das Farnprothallium, das am Keimfaden unter Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle angelegt wird, ein laterales Gebilde am Keimfaden sein, während es in den Fällen, wo gar keine Scheitelzelle gebildet wird, z. B. Gymnogramme leptophylla [2]), unzweifelhaft terminal ist, und das ist es eben so im ersteren Falle, nur dass der Wachsthumsvorgang ein anderer ist. Wie der Embryo der Stammform der heutigen Bryineen ausgesehen hat, das wird wohl immer hypothetisch bleiben; ihn mit einem Lebermoosembryo zu identificiren, dazu haben wir vorerst keinen

1) Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 21. März 1876, pag. 2 des Sep.-Abdr.

1) Vgl. Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla, Bot. Ztg. 1877.

Digitized by Google

stichhaltigen Grund. Was wir wissen, das ist im Grunde ja doch nur nach wie vor, dass die ungeschlechtliche Generation bei den Bryineen das Sporogonium, bei den Farnen die eigentliche Farnpflanze ist. Auf Grund des Verlaufes von Zellwänden weitere Analogien aufzustellen, das dürfte schon desshalb nicht gelingen, weil die Erfahrung gezeigt hat, dass der Anordnung des Zellnetzes eine systematische Bedeutung nicht zukommt. Eine Marchantiabrutknospe und ein Farnembryo unterscheiden sich in ihren jüngsten Stadien eben auch nur dadurch, dass die erstere zur Fläche, der letztere zu einem annähernd kugeligen Körper wird. Eben so möchte ich auch das gelegentliche Vorkommen verzweigter Moossporogonien nicht, wie dies theilweise geschehen ist, als phylogenetisch wichtig betrachten, sondern dieselben als Missbildungen betrachten, die als solche zwar interessante Wachsthumserscheinungen sind, aber selbst erst einer causalen Erklärung bedürfen.

Digitized by Google

XVII.

Stoff und Form der Pflanzenorgane.

Von

Julius Sachs.

(Mit 2 Holzschnitten.)

§ 1.

Ein fundamentaler Übelstand, an welchem die bisherige Morphologie leidet, liegt darin, dass sie die Formen der Pflanzenorgane ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachtet; die Form eines Organs wie die einer ganzen Pflanze wird von ihr als etwas für sich Existirendes, unabhängig von jeder materiellen Grundlage angesehen. Daraus folgt aber ohne Weiteres, dass die bisherige Morphologie nur mit begrifflichen Classificationen der organischen Formen sich beschäftigen kann; die causale Auffassung der Formen ist bei diesem Standpunkt der Morphologie eo ipso ausgeschlossen, denn von Causalität kann nur da die Rede sein, wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht bloß um ihre abstracte Form handelt, weil Materie und Causalität im Grunde identische Begriffe sind. Soll also die Morphologie in die Reihe der ächten Naturwissenschaften eingeführt werden, soll sie es versuchen, das Princip der Causalität auch auf die Pflanzenformen anzuwenden, so ist der erste Schritt, der hier geschehen muss, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe, denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden. Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluss ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.

Macht man sich frei von der hergebrachten Betrachtungsweise der Morphologie, legt man das Vorurtheil ab, als ob die Pflanzenformen ganz in abstracto für sich existirten, so lehrt die unbefangene und alltäglichste Betrachtung, dass mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substanzverschiedenheiten derselben verbunden sind, und nach den in der

Digitized by Google

gesammten Naturwissenschaft geltenden Principien werden wir annehmen müssen, dass aus diesen jene causal abzuleiten sind. Außerdem lehrt ja die Erfahrung, dass jede Substanz, ob es sich um Elemente, einfache oder höchstcomplicirte Verbindungen derselben, wie sie z. B. in den Eiweißstoffen vorliegen, handelt, mit der Eigenschaft begabt ist, bestimmte ihr eigenthümliche Formen, außerhalb des Organismus im Allgemeinen krystallinische Gestalten, anzunehmen; wenn unter dem Einfluss der Lebensvorgänge im Organismus statt der krystallinischen Formen viel complicirtere organische Gestalten entstehen, so macht sich doch auch in diesen eben nur die Thatsache geltend, dass die in der Materie thätigen Kräfte immer dahin streben, ihr bestimmte äußere Formen aufzuprägen, welche man als die relativen Gleichgewichtslagen der Moleküle betrachten kann. Will man diese Thatsache, wie es bereits von älteren Naturforschern geschehen ist, mit dem Worte Gestaltungstrieb bezeichnen, so wird dagegen wenig einzuwenden sein, und jedenfalls ist eine solche Annahme besser und den allgemeinen Principien der Naturwissenschaft entsprechender, als die der bisherigen Morphologie zu Grunde liegende Platonische Ideenlehre, nach welcher: »das Bild des ganzen Organismus, welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, schon vor und bei Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache wirkt, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt.« [1]) Eine derartige Auffassung der organischen Formen und ihres Werdens ist eben nur dann möglich, wenn man, wie es bisher geschieht, die organischen Formen als etwas für sich Existirendes und so betrachtet, als ob die Pflanzenorgane selbst gar nicht aus realer Materie mit ihren Kräften und Reactionen gegen äußere Angriffe bestünden.

Es soll ja nicht geläugnet werden, dass es für manche Zwecke der Forschung, wo es sich zunächst um eine rein begriffliche Orientirung in den Erscheinungen handelt, zweckmäßig und geboten ist, von dem materiellen und causalen Verhältniss der organischen Formen ganz zu abstrahiren [1]), wie ja auch die vollendetste Morphologie, die wir besitzen, ich meine die Krystallographie, temporär von der materiellen Eigenthümlichkeit der reell existirenden Krystalle abstrahirt, und ganz abstract nur die Formverhältnisse derselben rein geometrisch betrachtet. Wie aber die Krystallographie ihren rein formalen, geometrischen Charakter abstreift, wenn sie darauf ausgeht, die chemisch-physikalischen Eigenschaften der Krystalle mit ihren Formverhältnissen in causale Beziehung zu setzen (vergl. Groth's physikalische Krystallographie, Leipzig 1876), so muss auch die

1) Johannes Hanstein (Über den Zweckbegriff in der organischen Natur. Bonn 1880) hat sich durch Aufstellung dieses Satzes das Verdienst erworben, den Grundgedanken der von Schimper und Braun begründeten Morphologie klar zu legen.

2) Was ich auch in meinem Lehrbuch (Einleitung zur Morphologie der äußeren Gliederung) gethan und ausgesprochen habe.

Digitized by Google

Morphologie der organischen Formen stets im Auge behalten, dass die rein abstracte Betrachtung der letzteren eben nur eine vorläufige, aber keine abschließende ist, dass es sich vielmehr darum handelt, auch hier die Form als den Ausdruck der jeder Materie gegebenen Kräfte causal aufzufassen. Wie die Abnormitäten der Krystalle, die sogenannten Wachsthumsformen derselben, dem Krystallographen willkommene Anhaltspunkte darbieten, um über die Abhängigkeit der Krystallbildung von Umständen und äußeren Ursachen ein Urtheil, und in die ursächlichen Verhältnisse der Krystallbildung selbst einen Einblick zu gewinnen, so hat man auch von jeher die abnormalen organischen Bildungen mit tieferem Interesse betrachtet, offenbar in der mehr oder minder bewussten Erkenntniss, dass in solchen Fällen besondere, wenn auch unbekannte Ursachen, welche die materielle Grundlage der Organe beeinflussen, zugleich die Gestaltungsverhältnisse derselben verändern; es ist die, wenn auch dunkle Ahnung, dass die organischen Gestalten nicht bloß die Nachahmungen Platonischer Ideen im oben citirten Sinne sind, sondern dem Causalitätsprincip unterliegen.

Vor der Ausbildung der jetzt geltenden formalen Morphologie herrschte eine naivere Anschauung von den ursächlichen Beziehungen zwischen organischer Form und organisirbarer Materie; sehr klar spricht sich dies aus in einigen Sätzen Duhamel's, wenn er, gestützt auf seine Untersuchungen über das Verhalten umgekehrt gepflanzter Bäume, sagt:[1] »ces expériences font connaître qu'il n'est point du tout dans l'ordre naturel que les racines soient au dessus des branches. Il paraît que la sève qui doit développer les racines a une disposition pour descendre, pendant que celle qui doit développer les branches en a une pour monter«. Der letzte dieser Sätze beruht auf einer jener Zeit entsprechenden und wohl eben desshalb nicht besonders ausgesprochenen Hypothese, dass in der Pflanze zweierlei »Säfte« enthalten seien, deren einer zur Bildung der Sprosse, der andere zur Erzeugung der Wurzeln geeignet ist, und zugleich wird behauptet, dass von diesen beiden Säften der eine aufwärts, der andere abwärts sich zu bewegen sucht. Diese Annahme Duhamel's steht in ebenso scharfem Widerspruch zu den physiologischen wie zu den morphologischen Ansichten unserer Zeit. Zu den physiologischen in so fern, als man sich gewöhnt hat, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette ein für allemal und schlechthin als die Bildungsstoffe der Organe zu betrachten, was ja der directen mikrochemischen Beobachtung entspricht, wobei jedoch gänzlich unerklärt bleibt, wie es denn zugeht, dass dieses überall anscheinend gleiche Bildungsmaterial so ganz verschieden geformte und in ihrer materiellen Beschaffenheit so ganz verschieden geartete Organe, wie z. B. Wurzeln, Laubblätter, Staubfäden, Samen erzeugt. Man braucht die hier angedeutete thatsächliche Be-

1) Duhamel, Physique des arbres. 1878, II, pag. 121.

Digitized by Google

ziehung nur klar aufzufassen, um sofort wahrzunehmen, dass hier eine weite Lücke in der Forschung und selbst in der bloßen Fragestellung vorhanden ist. Wenn es sich in der That ganz allein um ein in sich gleichartiges Bildungsmaterial in der ganzen Pflanze und in allen ihren Theilen handelte, so wäre durchaus nicht einzusehen, wie aus diesem verschieden geformte Organe mit verschiedenen materiellen Eigenschaften entstehen sollten. — Noch viel fremdartiger nimmt sich Duhamel's Satz der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber aus, da sich diese, wie schon erwähnt, um die materielle Beschaffenheit der verschiedenen Pflanzenorgane überhaupt gar nicht kümmert, die abstracten Formen derselben als das primär Existirende betrachtet und so thut, als ob die materielle Substanz dabei etwas ganz Nebensächliches und Passives wäre.

Es ist aber nicht zu verkennen, dass in den citirten Sätzen Duhamel's eben so naiv als richtig der Ausdruck für eine große Zahl von Vegetationserscheinungen gegeben ist, und diese Sätze sind nicht minder werthvoll desshalb, weil sie den jetzigen Anschauungen der Physiologie und Morphologie zugleich widersprechen. Jeder unmittelbare Ausdruck einer Thatsache ist in der Wissenschaft werthvoller als die temporären Abstractionen und Schematisirungen, welche zeitweilig nöthig sind, um sich vorläufig theoretisch zurechtzufinden, die aber jedesmal aufgegeben oder corrigirt werden müssen, wenn sich ein herrschend gewordenes Schema unzulänglich erweist.

Legt man das in Duhamel's Sätzen enthaltene Princip weiteren Beobachtungen zu Grunde, so ergibt sich zunächst, dass es sich nicht bloß um specifisch wurzelbildende und specifisch sprossbildende Stoffe handeln kann, dass wir vielmehr ebensoviele specifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind; von den geringeren Verschiedenheiten, wie sie in den verschiedenen Blattproductionen auftreten, abgesehen, würden wir vor Allem den Sexualorganen entsprechende Bildungsstoffe anzunehmen haben, und bei den Kryptogamen den ungeschlechtlichen Sporangien eine besondere Art von Bildungsstoffen zuschreiben müssen. Halten wir uns zunächst an die bereits mehr oder weniger ausgebildeten Organe, so bedarf es kaum einer besonderen Untersuchung, um ihre materielle Verschiedenheit zu constatiren: dass Laubblätter, Zwiebelschalen, Schuppen, Staubgefäße, Karpelle, Antheren und Ovula, Antheridien, Archegonien und Sporangien neben ihrer verschiedenen Form auch materiell verschieden sind, zeigt der Augenschein, ihre Consistenz, Geschmack, Geruch, chemische Reactionen, Verhalten gegen Schwere und Licht, die Verschiedenheit der Aschenmischung u. s. w. Man könnte freilich einwenden, dass diese materiellen Verschiedenheiten erst dann bemerklich werden, wenn die morphologische Natur der Organe bereits festgestellt ist, und dass an den

Digitized by Google

Vegetationspunkten zu der Zeit, wo die erste Anlage der verschiedenen Organe stattfindet, wo über Form und Anordnung derselben entschieden wird, jene materiellen Verschiedenheiten noch nicht vorhanden seien. Dagegen lässt sich aber erwiedern, dass eben nicht zu begreifen wäre, wie formale Verschiedenheiten schon bei der Anlage der Organe ohne Verschiedenheit in ihrer materiellen Substanz zu Stande kommen sollten, und wenn es bisher nicht gelungen ist, an den noch ganz aus Urmeristem bestehenden jungen Blättern, Sporangien, Sexualorganen u. s. w. materielle Verschiedenheiten aufzufinden, so beweist das nur, dass man einerseits noch nicht hinreichend in dieser Richtung untersucht hat, und dass die gewöhnlich angewandten mikrochemischen Reagentien eben nicht hinreichen, feinere chemische Unterschiede neben den Massenreactionen der Eiweißstoffe, Kohlehydrate u. s. w. erkennen zu lassen. Es ist ja auch fraglich, ob es sich hiebei überhaupt um stoffliche Verschiedenheiten handelt, welche durch gewöhnliche chemische Reactionen kenntlich zu machen sind, oder auch nur um solche Stoffe, die, wenn sie sich in Masse darstellen ließen, verschiedene Constitutionsformeln im Sinne der modernen Chemie ergeben würden. Dass das, was ich hier unter materieller Verschiedenheit der specifischen Bildungsstoffe verstehe, weder durch chemische Reactionen, noch durch Constitutionsformeln charakterisirbar zu sein braucht, dafür bietet uns schon die Krystallographie zahlreiche Analogien dar. Dass zwischen der Weinsäure und Antiweinsäure, zwischen diesen beiden und der Traubensäure irgend eine materielle Verschiedenheit besteht, welche ihrer verschiedenen Krystallform entspricht, geht ohne Weiteres aus dem verschiedenen Verhalten ihrer Krystalle dem polarisirten Licht gegenüber hervor; dass ebenso die rechts und links drehenden Quarzkrystalle, welche sich durch gewisse Krystallflächen unterscheiden, irgend eine materielle Verschiedenheit besitzen müssen, die aber mit der chemischen Zusammensetzung zunächst nichts zu thun hat, geht eben hervor aus ihrem verschiedenen Verhalten gegen das polarisirte Licht und ihren damit zusammenhängenden sonstigen physikalischen Reactionen. Es wird keinem Physiker oder Chemiker einfallen, die verschiedenen Krystallformen in derartigen Fällen als die Ursache der materiellen Verschiedenheit zu betrachten, vielmehr nimmt man als selbstverständlich an, dass die materielle Verschiedenheit, die sich schon in den Auflösungen derartiger Stoffe, z. B. der Weinsäure, des Zuckers durch ihre optische Reaction zu erkennen gibt, die Ursache der verschiedenen Krystallform sein muss. Und in diesem Sinne werden wir auch annehmen dürfen, dass materielle Verschiedenheiten in den Bildungsstoffen der jüngsten Pflanzenorgane vorhanden sein können, die außer dem Bereich mikrochemischer Reactionen liegen, in denen wir aber die nächsten Ursachen der verschiedenen organischen Formen zu suchen haben; und nicht bloß der Formen, sondern auch der verschiedenen Reactionen gegen äußere Einflüsse, wie wir sie in der Anisotropie

Digitized by Google

der Organe[1]) ausgesprochen finden: dass Organe von anscheinend gleicher materieller Beschaffenheit doch entweder positiv oder negativ heliotropisch und geotropisch sein können, sich gegen Berührung und Druck verschieden verhalten, das sind Erscheinungen, welche wir vielleicht am besten in dieselbe Kategorie stellen dürfen, in welche die optisch positiven und negativen Krystalle, die rechts und links drehenden Quarze u. s. w. gehören.

Wenn also betreffs der morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenorgane behauptet wird, dass ihnen entsprechende Verschiedenheiten der materiellen Substanz zu Grunde liegen, und zwar schon bei der ersten Anlage, wo chemische Reactionen und sonstige grobe Eingriffe keine Verschiedenheiten erkennen lassen, so bieten uns die Vorgänge auf unorganischem Gebiet Analogien dar, und mit demselben Recht, wie wir die Krystallformen der Weinsäure und Antiweinsäure, des rechts und links drehenden Quarzes u. s. w. als in ihrer materiellen Substanz begründet annehmen, werden wir auch die verschiedenen Formen der Blätter, Wurzeln, Sexualorgane u. s. w. als durch besondere Bildungsstoffe hervorgerufen betrachten dürfen. Dazu kommt nun aber noch, dass in der Pflanze continuirlich ineinander greifend chemische Processe sich abwickeln, in der Art, dass die entstehenden Produkte durch die schon vorhandenen, vorher entstandenen Substanzen ihrer Natur nach bestimmt werden: wenn anfangs nur sprossbildende und wurzelbildende Stoffe entstehen, so wird eben durch diese unter dem Einfluss der äußeren Einwirkungen nach und nach eine andere Kategorie von Stoffen erzeugt, die sich endlich in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in ihrer reinsten Form darstellen; wir können uns den Vorgang ähnlich vorstellen, wie die aufeinander folgenden Processe in einer chemischen Fabrik, wo aus dem ursprünglichen Rohmaterial nach und nach chemische Verbindungen der mannigfaltigsten Art und sogar in bestimmten Krystallformen entstehen, bis endlich das werthvollste Produkt, vielleicht nur in äußerst kleiner Menge zur Reindarstellung gelangt. Wenn diesen Betrachtungen gegenüber die direkte Beobachtung uns als Baumaterial der Organe immer wieder anscheinend gleichartiges Protoplasma, Stärke, Zucker, Fett erkennen lässt, so können in diesen Substanzen selbst Unterschiede der oben angedeuteten Kategorie vorhanden sein, oder aber wir können uns auch vorstellen, dass sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe jene Stoffmassen, mit denen sie gemischt sind, dazu bestimmen, in verschiedenen organischen Formen zu erstarren. Um nur ein Beispiel hervorzuheben, scheint es, dass die Blüten- und Fruchtbildung von einer fortschreitenden Ansammlung der in der Erde gewöhnlich sehr sparsam vorhandenen Phosphate abhängt, und

1) Vergl. meine Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in Arb. des bot. Instit. II, p. 226.

Digitized by Google

dass erst dann die Pflanze zur Blüten- und Fruchtbildung fortschreitet, wenn ein gewisser Überschuss der Phosphate den anderen Aschenbestandtheilen gegenüber in den Säften eingetreten ist, was ebensowohl bei sonst äußerst ungünstiger, wie bei vollkommenster Ernährung der Pflanze stattfinden kann. Dem entspricht es z. B., dass die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blütenbildung übergeht. — Übrigens soll das hier Gesagte nur ganz ungefähr die Vorstellungsweise andeuten, die ich mit dem Ausdruck verbinde, dass die Form der Pflanzenorgane, welche von der Morphologie als etwas für sich bestehendes betrachtet wird, nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei, und dass, worauf es hier speciell ankommt, Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen der Pflanzen beruhen. Wenn diese Betrachtungsweise der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber fast wie unerhörte Ketzerei erscheint, so ist daran zu erinnern, dass es in der Botanik ein anderes Gebiet gibt, welches von vornherein von der scholastischen Methode der Morphologie verschont geblieben ist, und wo den Principien der Naturwissenschaft entsprechend die Formen der Organe eo ipso als der Ausdruck ihrer materiellen Substanz betrachtet werden: ich meine die Formen der Zellen und ihrer Bestandtheile. Dass Holzzellen und Bastzellen, Holzgefäße und Siebröhren, Parenchymzellen und andere Gewebselemente ihre Formverschiedenheiten materiellen Differenzirungen in der Bildungssubstanz der Pflanze verdanken, daran ist wohl überhaupt niemals gezweifelt worden, und kein Phytotom hat wohl je daran gedacht, dass es für jede einzelne Zellen- und Gewebeform ein ewiges Urbild gebe, nach welchem sie gebildet wird. Die Stärkekörner verschiedener Pflanzen treten bekanntlich vielfach in so charakteristischen äußeren Formen auf, dass man an letzteren ohne Weiteres ihre Herkunft erkennt; dennoch sind wir gewöhnt, die Substanz der Stärkekörner in allen Fällen durch dieselbe chemische Formel zu charakterisiren, während sie in ihrer Löslichkeit und in sonstigen chemischen Reationen kleine Unterschiede erkennen lassen, die vielleicht auf verschiedenen Verunreinigungen der eigentlichen Stärkesubstanz, vielleicht auf allotropen Zuständen der letzteren selbst beruhen, oder sonstwie materiell zu erklären sind; aber jedenfalls haben wir an den Stärkekörnern Beispiele constanter organischer Formen, so gut wie bei den Formen der Organe; während es aber bei letzteren sonderbarer Weise auch jetzt noch nöthig ist, darauf hinzuweisen, dass die substanzielle Beschaffenheit die Form bedingt, ist ein Zweifel in dieser Beziehung den Stärkekörnern gegenüber überhaupt noch nicht ausgesprochen worden.

Nach diesen vorläufigen Bemerkungen ist es nun die Aufgabe der hier folgenden Mittheilungen, eine Reihe von Thatsachen zusammenzustellen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, die Ansicht zu rechtfertigen, dass die

Digitized by Google

Formen der verschiedenen Pflanzenorgane durch ihre materielle Beschaffenheit bedingt werden, und dass die specifisch organbildenden Stoffe durch äußere Einflüsse, speciell durch die Schwere und das Licht, in der Art afficirt werden, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird.

§ 2.

Schon bei meinen Untersuchungen über das Etiolement 1863 und 1865 fand ich mich genöthigt, zur Erklärung gewisser Erscheinungen die Annahme zu machen, dass unter dem Einfluss intensiven Lichtes gewisse eigenartige Bildungsstoffe in den Laubblättern erzeugt werden, welche specifisch zur Blütenbildung geeignet sind, und dass dieselben entweder in den überwinternden Reservestoffbehältern aufbewahrt, oder bei Sommerpflanzen aus den assimilirenden Blättern direct den Vegetationspunkten zugeführt werden.

In der Abhandlung »Über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« (Beilage zur Botanischen Zeitung 1863) beschrieb ich u. a. eine Reihe von Versuchen, welche beweisen, dass Zwiebel- und Knollenpflanzen wie Tulipa, Hyacinthus, Iris, Crocus, im zeitigen Frühjahr zum Austreiben im Finstern veranlasst, neben gänzlich etiolirten Laubblättern normal geformte und gefärbte Blüten entwickeln; wogegen die nicht mit besonderen Reservestoffbehältern versehenen Brassica Napus, Tropaeolum majus, Cheiranthus Cheiri, Cucurbita und Papaver Rhoeas nicht im Stande sind, ihre bereits angelegten kleinen Blütenknospen zur Entfaltung zu bringen, wenn man die ganze belaubte Pflanze ins Finstere stellt, die Assimilation in den grünen Blättern also verhindert. Obgleich ich damals über die hier gemachte Unterscheidung noch nicht ganz im Reinen war, vielmehr erst zwei Jahre später dazu gelangte, so fasste ich doch die Beziehung der Stoffbildung in den Laubblättern zur Blütenbildung in der Hauptsache richtig auf, indem ich bei den Versuchen mit Tropaeolum l. c. pag. 23 sagte: »die beiden großen etiolirten Sprosse konnten sich offenbar nur auf Kosten der im Stamm und in den Blättern angehäuften plastischen, assimilirten Stoffe bilden, und es ist lehrreich, dass trotzdem die Ausbildung der zweiten und dritten Blüte so mangelhaft war; denn ein kleiner Theil der Stoffmenge, welche zum Wachsthum jener Zweige nöthig war, würde hingereicht haben, einige Blüten zu bilden, wenn es eben nur auf das Quantum, und nicht auch auf die Qualität der Stoffe ankäme, und die letztere wird offenbar durch das Licht bestimmt. Bei den oben zuerst genannten Pflanzen sind dagegen die Verhältnisse wesentlich andere. Dort wird schon im vorhergehenden Sommer durch die über den Boden an das Licht emporgestreckten Laubblätter eine große Menge assimilirter Stoffe in den unterirdischen Theilen aufgespei-

Digitized by Google

chert, während die Blütenknospe sich ausbildet; es ist wahrscheinlich, dass auch diejenigen Stoffe, welche zur Ausbildung der Blüten nöthig sind, und welche eine vorgängige Lichtwirkung erfahren müssen, schon zu der Zeit sich bilden, wo die grünen Blätter dieser Pflanzen noch am Lichte thätig sind. Bei dem Tropaeolum und den oben in zweiter Reihe genannten Pflanzen dagegen schreitet die Vegetation und die assimilirende Thätigkeit der Blätter am Licht immer fort, während von den eben erst gebildeten Stoffen, die sich also nicht in größerer Menge anhäufen können, die Blüten sich ausbilden; was davon in der Pflanze vorhanden ist, wenn sie ins Finstere gestellt wird, kann zur Bildung von ein bis zwei Blüten dienen, ist aber dieser Vorrath erschöpft, so hört die Blütenbildung auf«. In einer zweiten Abhandlung (Botan. Zeitung 1865, No 15 ff.) beschrieb ich sodann »die Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter« auf Grund von Versuchen, wo die belaubten Pflanzen nicht ganz ins Finstere gestellt, sondern so behandelt wurden, dass nur die blühbaren Gipfeltheile in einen undurchsichtigen Recipienten eingeführt, die assimilirenden Laubblätter aber außerhalb des Recipienten dem Licht ausgesetzt wurden. Hier war nun der Erfolg ein ganz anderer, als vorhin, wo auch die Laubblätter verfinstert waren: nicht nur die schon vorher angelegten, sondern auch viele erst im Finstern neugebildete Blütenknospen kamen zu einer um so vollkommeneren Ausbildung, je größer die am Licht assimilirende grüne Laubfläche, und je kräftiger die sie treffende Beleuchtung war. Betreffs der 1863 gemachten Versuche hob ich l. c. pag. 117 nochmals hervor: »es macht sich der merkwürdige Umstand geltend, wie schon meine früheren Beobachtungen an Tropaeolum und Brassica und noch mehr meine neueren Untersuchungen zeigen, dass die belaubten Pflanzen im Finstern, obgleich sie eine sehr beschränkte oder gar keine Blütenbildung zeigen, dennoch fortfahren, vegetative Organe zu bilden; sie produciren etiolirte Stammtheile und Blätter, deren Masse gewiss hinreichen würde, einige neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme. Es fehlt derartigen (ganz ins Finstere gestellten) Pflanzen nicht an organisirbarem Stoff überhaupt, sondern speciell an denjenigen Substanzen und Kräften, welche zur Blütenbildung specifisch geeignet sind«. — Es wird nicht überflüssig sein, betreffs der Versuche, wo die Blüten im Finstern entwickelt wurden, die Blätter aber am Licht blieben, aus der zweiten Abhandlung noch Folgendes anzuführen, da es ganz unmittelbar die Frage nach der Entstehung besonderer blütenbildender Stoffe betrifft: »die zuerst (im Finstern) entwickelten Blüten sind von den im Licht befindlichen Blättern, welche als Nährblätter allein und ausschließlich in Betracht kommen, nicht weit entfernt, die in den letzteren erzeugten Stoffe brauchen nur einen kurzen Weg zurückzulegen und können in hinreichend kurzer Zeit bis in die Blütenknospen im Finstern vordringen.

Digitized by Google

Später verlängert sich der etiolirte Stamm, die folgenden Blütenknospen werden so immer weiter von den Nährblättern im Licht entfernt, und die betreffenden Stoffe müssen endlich einen Weg von 60—100 und mehr Centimetern in dem Stamm zurücklegen, um bis an den Ort ihrer Bestimmung zu gelangen. Darüber verfließt längere Zeit und die in Entfaltung begriffenen Knospen erhalten das Material nicht zur rechten Zeit. Ganz anders verhält es sich bei den hier in Betracht gezogenen Pflanzen (Tropaeolum, Cheiranthus, Phaseolus, Antirrhinum, Ipomaea, Petunia, Veronica, Cucurbita u. a.), wenn sie in gewohnter Weise am Licht die Blüten bilden; alsdann steht jede Blüte oder Inflorescenz in der Achsel eines grünen Nährblattes und erhält ihren Bedarf an Bildungsstoffen aus nächster Nähe. Außerdem wird in diesem Fall bei fortgesetzter Blütenbildung auch die Belaubung vermehrt, während bei den neuen Versuchen beständig dieselben Laubblätter in Anspruch genommen werden, um ihre Producte einer langen Reihe von Blüten zuzuwenden. Rechnet man noch hinzu, dass die etiolirten Stammtheile als krankhafte Gebilde die Fortleitung von Stoffen möglicherweise erschweren, so kann es nach alledem kaum befremden, wenn bei einigen der folgenden Versuche anfangs eine Reihe normaler Blüten im Finstern producirt wird, während die späteren mehr und mehr an Größe und Schönheit der Ausbildung abnehmen«. — Dass in den assimilirenden Laubblättern besondere blütenbildende Stoffe erzeugt und den Vegetationspunkten zugeführt werden, scheint ferner durch folgenden Versuch mit Tropaeolum majus bewiesen zu werden; l. c. pag. 127 sagte ich: »die sehr abnorme Ausbildung der späteren Blüten brachte mich zuerst auf den Gedanken, dass möglicherweise die weite Entfernung derselben von den grünen Blättern von Einfluss auf die Blütenbildung sein könne, denn die in den Blättern gebildeten Stoffe mussten hier einen Weg von mehr als 40 cm bis zu den Blütenknospen in dem Recipienten zurücklegen, während die Blüten von Tropaeolum im normalen Verlauf von Nährblättern umgeben sind«. Zur Bestätigung dieser Ansicht wurde weiter Folgendes angeführt: »Im August schnitt ich an drei kräftigen Pflanzen, welche am Fenster standen, die oberen Blätter sämmtlich weg, so dass nur je 15—18—20 Blätter an der Basis des Stammes übrig blieben. Die in den Achseln der oberen, weggeschnittenen Blätter stehenden Blütenknospen wurden gelassen, und in den folgenden Tagen immer die neu hervorkommenden Laubblätter des Gipfels weggenommen; es bildeten sich während dreier Wochen an den entlaubten Stammtheilen 4 bis 6 immer kleiner werdende Blüten, und die späteren zeigten eine ähnliche Abnormität wie jene in den Recipienten, an einigen blieben die Blumenblätter kürzer, als die bereits geöffneten Kelchzipfel, sie waren farblos, und die Antheren traten aus der Blüte hervor«.

Indem ich auf zahlreiche weitere Einzelnheiten in der genannten Abhandlung verweise, möchte ich hier im Anschluss an den Erfolg des letzt-

Digitized by Google

genannten Versuches noch auf einige andere leicht zu constatirende Thatsachen hinweisen, die ihre einfachste Erklärung ebenfalls in der Annahme finden, dass in den assimilirenden Blättern Bildungssäfte erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Blüten oder andere Organe hervorzubringen. Schneidet man z. B. an kräftig entwickelten Pflanzen von Cynara Scolymus im Garten die zuerst entwickelten Blütenköpfe sämmtlich weg, so erscheinen sehr bald bei gutem Wetter aus den tieferen Blattachseln des Hauptstammes neue Blütenknospen; werden auch diese beseitigt, so kommen viel langsamer abermals einige wenige neue Blütensprosse zum Vorschein, und wenn auch diese beseitigt werden, so hört selbst bei günstigem Wetter die weitere Blütenproduction auf, und aus den untersten Blattachseln kommen sehr kräftige Laubsprosse zum Vorschein. Offenbar lässt diese Erscheinung die Deutung zu, dass in der Pflanze, sobald sie zur Blütenbildung übergeht, ein größeres Quantum blütenbildender Stoffe sich angesammelt hat, welches jedoch durch die wiederholte Production von Blüten aufgebraucht wird. Wenn dann in diesem Fall neue Laubsprosse entstehen, so darf man annehmen, dass dazu vorwiegend diejenigen Substanzen verwendet werden, welche im normalen Fall des Abblühens zur Ausbildung der Früchte, des Endosperms, des Embryos verwendet worden sein würden.— Sehr bekannt ist das Verhalten von Kartoffelpflanzen, deren unterirdische knollenbildende Triebe man frühzeitig beseitigt. Die in ihren Blättern assimilirten Stoffe, welche sonst in die unterirdischen Stolonen abfließen und das Wachsthum der Knollen bewirken, sammeln sich nunmehr in den Knospen der oberirdischen Blattachseln, und veranlassen diese zur Bildung einiger kleiner Blätter, während die Achsentheile derselben knollenförmig anschwellen, und man hat es also in der Hand, die Kartoffelpflanze zu oberirdischer Knollenbildung zu veranlassen. Dass, wenn eine specifisch organbildende Substanz einmal vorhanden ist, sie auch dahin drängt, die ihr entsprechende Form anzunehmen, zeigt sich auch in den von Brefeld (Schimmelpilze III, pag. 74) mit Coprinus stercorarius gemachten Versuchen; wurde der junge, noch nicht entfaltete Hut von seinem Stiel abgeschnitten, so bildete sich aus der Schnittfläche des am Sclerotium sitzenden Stielrestes ein neuer Hut, und diese Regeneration ließ sich 3 bis 4mal wiederholen. Bekanntlich werden ähnliche Eingriffe in der Obstcultur vielfach practisch ausgenutzt, indem man seit alter Zeit offenbar von dem Gedanken ausgeht, dass besondere zur Blüten- und Fruchtbildung geeignete Stoffe in nur beschränktem Maße erzeugt werden, und dass es möglich ist, dieselben an bestimmte Bildungsorte der Pflanze hinzuleiten.

Auch im normalen Verlauf der Vegetation begegnen wir häufig genug solchen Erscheinungen, welche die Annahme gestatten, dass z. B. die wurzelbildenden Stoffe nur in gewissem Quantum erzeugt, und dann an diejenigen Orte hingeleitet werden, wo die Wurzelbildung durch äußere Um-

Digitized by Google

stände begünstigt wird. Bei vielen schon in früher Jugend stolonenbildenden Pflanzen, wie z. B. Mentha arvensis und anderen von Irmisch (Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, II. Abtheilung, Halle 1856) beschriebenen Labiaten, entwickelt das Keimpflänzchen eine gewöhnliche verzweigte Hauptwurzel, die aber später ganz verkümmert, weil an den Stolonen, welche sich aus den Cotyledonarachseln entwickeln und in den Boden eindringen, neue Wurzeln gebildet werden. Die wurzelbildende Substanz würde, wenn die Stolonen sich nicht entwickelten, der ursprünglichen Hauptwurzel zufließen und ein stärkeres, dauerndes Wachsthum derselben herbeiführen. So ist es z. B. bei Cucurbito Pepo, deren Laubsprosse bekanntlich auf der Erde hingestreckt wachsen, und an jedem Knoten rechts und links je eine Wurzelanlage erzeugen. Diese Anlagen kommen aber ganz gewöhnlich desshalb, weil sie oberirdisch sind und vom Licht getroffen werden, zu keiner weiteren Entwicklung. Bedeckt man sie mit Erde, oder verdunkelt man einfach die betreffenden Stellen der Sprosse, dann wachsen sie kräftig aus, und isolirt man einen so bewurzelten Knoten durch Abschneiden von der übrigen Pflanze, so bildet er eine selbständig vegetirende Pflanze. Würden bei einem normal vegetirenden Kürbis sämmtliche Wurzelanlagen an den Knoten kräftig austreiben, dann würde wahrscheinlich die Hauptwurzel bald zu wachsen aufhören; ich habe aber leider versäumt, den betreffenden Versuch zu machen. Dass bei so vielen monocotylen Pflanzen nicht nur, wenn sie dorsiventrale Stengel besitzen und an diesen in acropetaler Folge Wurzeln erzeugen, wie Monstera und viele andere Aroïdeen, sondern auch dann, wenn sie einen aufrechten Stamm bilden, der nur an seinen Basaltheilen Wurzeln producirt, wie Zea Mais und die meisten Palmen, ihre anfangs kräftigen Hauptwurzeln später nicht weiter ausbilden, darf man nach dem Obigen offenbar als eine Folge des Umstandes betrachten, dass diese Pflanzen überhaupt zunächst die Neigung haben, an verschiedenen Punkten des Stammes Wurzelanlagen zu bilden, und indem die wurzelbildende Substanz von den Blättern kommend diesen zunächst zufließt, wird die Hauptwurzel vernachlässigt und kann endlich ganz verschwinden.

§ 3.

Unter den im Pflanzenreich so überaus häufigen Monstrositäten oder Missbildungen sind für uns von unmittelbarem Interesse besonders diejenigen, wo an Stelle eines Organs ein anderes Organ von anderem morphologischem Charakter entsteht, und noch mehr solche Fälle, wo zahlreiche Übergänge zwischen zwei verschiedenen Organen auftreten, in der Art, dass die Formverhältnisse der beiderlei Organe in den verschiedensten Gradationen mit einander gemischt sind, sich gegenseitig durchdringen, ähnlich wie die Eigenschaften zweier verschiedener Species in ihren Bastarden

Digitized by Google

gemischt aufzutreten pflegen. Die bisherige Morphologie hat auch hier im Sinne der Metamorphosenlehre immer nur die Formverhältnisse der abnormen Organe und allenfalls nebenbei zur äußerlichen Charakteristik die Färbungen derselben betrachtet. Wer aber Missbildungen der oben bezeichneten Kategorien selbst gesehen hat, muss ohne Weiteres zugeben, dass die missbildeten Organe im Vergleich mit den normalen eben auch immer substantiell in dem Grade verschieden sind, wie die äußeren Formen oder die morphologischen Eigenschaften sich abstufen. Wir werden daher auch in solchen Fällen, dem in § 1 aufgestellten Princip folgend, behaupten dürfen, dass derartige Monstrositäten durch materielle Veränderungen erzeugt sind, dass auch hier die veränderten Gestalten nur ein Ausdruck der veränderten materiellen Beschaffenheit sind. Und dass die letztere durch abnorme Vegetationsbedingungen oder durch plötzliche Änderungen in den Lebensverhältnissen der Pflanzen gewöhnlich hervorgerufen werden, darüber dürfte im Allgemeinen keine Meinungsverschiedenheit vorhanden sein. Die Anführung einiger von zuverlässigen Beobachtern constatirter Fälle wird hier nicht überflüssig sein: so fand Leitgeb an weiblichen Hüten von Marchantia polymorpha an denselben Stellen, wo sonst Archegonien sich bilden, Brutknospen und zwar in derselben Reihenfolge der Entstehung, wie sie den Archegonien eigen ist[1]; an Stelle der Sporangien von Isoëtesarten fand Goebel[2] fast normale vegetative Sprosse, die sich zu selbständigen Pflanzen ausbildeten. Offenbar können wir die Sache so auffassen, dass im ersten Fall, durch irgend eine unbekannte Störung veranlasst, an den Orten der Neubildung, die sonst Archegonien erzeugen, die Bildungssubstanz derselben fehlte, wogegen die gewöhnliche vegetative sprossbildende Substanz an denselben Orten sich ansammelte und sich in Form von Brutknospen ausbildete. Und in gleicher Weise sei bei den Isoëten die sporangienbildende Substanz nicht erzeugt, dafür aber an den einmal vorhandenen Bildungsherden die gewöhnliche sprossbildende Stoffmischung angesammelt worden. Ganz in dieselbe Kategorie können wir, wie bereits Goebel hervorhob, die apogamen Farnprothallien[3] rechnen. Das für die rein formale morphologische Betrachtung so unbegreifliche Verschwinden der Archegonien am Prothallium von Pteris cretica verliert doch sehr viel von seiner morphologischen Mystik, wenn wir uns vorstellen, dass eben auch hier die Bildung der reproduktiven Substanz, die sich sonst als Archegonium und Eizelle ausgestaltet, unterblieben ist; dass aber die vom Prothallium erzeugte, gewöhnlich in der befruchteten Eizelle sich ansammelnde sprossbildende Materie hier in einer, dem fehlenden Archegonium benachbarten Zelle oder einem Zellencomplex sich sammelt, und zur

1) Leitgeb, Botan. Ztg. 1875, pag. 747.
2) Botan. Ztg. 1879, No. 1.
3) De Bary, Botan. Ztg. 1878, pag. 449.

Digitized by Google

Bildung eines jungen Farnkrautsprosses verwendet wird. Wenn in andern Fällen, wie bei Aspidium falcatum, zwar Geschlechtsorgane entstehen, die Befruchtung und eigentliche Embryobildung aber unterbleibt, so wird man das so auffassen dürfen, dass in dem Stoffgemenge, welches die Sexualorgane erzeugt, eben nur diejenige specifisch eigenthümliche Substanz fehlte, welche unmittelbar bei dem Befruchtungsact selbst thätig ist; schon in der vierten Auflage meines Lehrbuchs wies ich darauf hin, dass die parthenogenetische Keimbildung in ähnlicher Art so aufgefasst werden könne, dass die parthenogenetischen Eizellen, z. B. von Chara crinita, oder die parthenogenetischen Ovula, z. B. von Caelebogyne, nicht wirklich d. h. stofflich sexuell differenzirt, und eben desshalb auch ohne Befruchtung keimungsfähig sind. Dass der den hier genannten Fällen entgegengesetzte Fall, die Erzeugung von Sexualorganen oder Sporangien an Stelle vegetativer Theile, also z. B. Archegonien von Marchantia etwa an Stelle normaler Brutknospen, nicht beobachtet worden ist, und wohl auch kaum vorkommt, weist wieder darauf hin, dass in der Pflanze ganz besondere Bedingungen zur Bildung der reproduktiven Substanz nöthig sein müssen, da, wie auch die häufigen Vergrünungen der Blüten erkennen lassen, jede Störung der Ernährungsthätigkeit dahin zielt, vegetative Sprossgebilde an Stelle der eigentlichen Reproductionsorgane erscheinen zu lassen.

Zu ähnlichen Erwägungen veranlassen diejenigen Missbildungen, wo an Stelle von Wurzeln oder sogar direct aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel blattbildende Sprosse auftreten. Längst bekannt ist diese Thatsache bei Neottia nidus avis, und einen ganz ähnlichen Fall hat Goebel [1]) bei Anthurium longifolium beschrieben. In diesen Fällen verwandelt sich der Vegetationspunkt der Wurzel direct in einen blattbildenden Sprossvegetationspunkt; zu sagen, es habe hier eine Metamorphose von Wurzel in Spross stattgefunden, ist eben nur die Wiedergabe der Thatsache selbst in andern Worten, wogegen wir immerhin eine bestimmtere Vorstellung und den ersten Anfang einer causalen Erklärung gewinnen, wenn wir sagen, dass statt der wurzelbildenden Substanz sprossbildende Saftmischungen in den Vegetationspunkt einer Wurzel einwandern können. Auch die Wurzelträger verschiedener Selaginellen, die im normalen Fall an ihrem Vegetationspunkt dichotomirte Wurzeln erzeugen, können, wie Pfeffer [2]) ausführlich beobachtet hat, in abnormen Fällen sich in vegetative Sprosse umwandeln oder in unserem Sinne durch solche ersetzt werden, und solche Sprosse können sogar Sporangien hervorbringen. Wenn für gewöhnlich der Ersatz eines Organs durch ein anderes nur als gelegentliche Missbildung auftritt, so bietet die Brutknospenbildung von Lycopodium Selago [3])

1) Bot. Ztg. 1878, pag. 645.
2) In Hanstein's bot. Abhdl. Bd. I, pag. 67.
3) Hegelmaier, Botan. Ztg. 1872, pag. 841.

Digitized by Google

nach Hegelmaier's Darstellung den Fall dar, dass auch im normalen Verlauf der Vegetation an Stelle eines Blattes ein Spross entstehen kann.

Viel mannigfaltiger und verwickelter treten die entsprechenden Vorgänge bei den sogenannten Vergrünungen der Blüten auf. Die am wenigsten interessanten Fälle, die dem bei Marchantia constatirten Vorkommniss gegenüber kaum etwas Neues bieten, sind diejenigen Vergrünungen, wo die gesammte Blüte durch einen grünblättrigen Spross ersetzt wird, wo also die gesammte blütenbildende und reproductive Substanz sich überhaupt nicht gebildet hat, und durch rein vegetative ersetzt worden ist. Unter der enormen Mannigfaltigkeit der Blütenvergrünungen sind aber von ganz besonderem, allgemeinem und theoretischem Interesse diejenigen Fälle, wo die Reproductionsorgane in den mannigfaltigsten Abstufungen der Vergrünung unterliegen, so dass z. B. an Stelle eines normalen Ovulums schließlich ein Blatt zu finden ist, während zwischen beiden Extremen gemischte Formen in allen Abstufungen auftreten. Nach dem von mir geltend gemachten Princip können wir derartige Vorgänge ganz bequem so auffassen, dass bei gestörter Ernährung der Pflanze an den Bildungsherden der Ovula nicht nur die eigentlich reproductive Substanz derselben sich ansammelt, sondern gleichzeitig auch blattbildende vegetative Stoffe sich eindrängen und mit jener sich mischen; indem nun beiderlei Substanzen die ihnen entsprechende äußere Form anzunehmen suchen, müssen eben Mischformen zum Vorschein kommen, und je mehr die blattbildende Substanz überwiegt, desto blattähnlicher wird das Gebilde sein, welches an Stelle eines normalen Ovulums steht. Wenn nun Čelakovsky gerade in solchen Fällen den Beweis dafür findet, dass das Ovulum ein metamorphosirtes Blatt sei, [1]) womit doch wohl gesagt sein soll, dass es im phylogenetischen Sinn diese Bedeutung habe, so bleibt von seinem Standpunkt aus unerklärt, warum bei Vergrünungen alle möglichen Mischungen der normalen und abnormen Form vorkommen, die doch gewiss im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung nicht existirt haben. Die von mir vertretene Deutung derartiger Erscheinungen führt dagegen in Einem Punkt zu einem Resultat, zu welchem auch Čelakovsky gelangt ist, dass nämlich der bloße Entstehungsort eines Organs über seine wahre Natur nicht entscheiden könne. In diesem Punkte stimme ich ihm vollständig bei: ein Ovulum bleibt eben ein Ovulum, gleichgiltig ob es am Carpellrand oder am Ende der Blütenachse in der Mitte des Fruchtknotens entsteht, gerade so, wie ein vegetativer Spross bleibt, was er ist, ob er aus einer Blattachsel, mitten aus einer Blattlamina oder aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel entspringt. Diese Auffassung wäre mir jedoch unmöglich, wenn ich auf dem morphologischen Standpunkt Čelakovsky's stünde; denn der Satz, dass

1) Čelakovsky, Botan. Ztg. 1875, p. 129 ff. — Flora 1879: Über vergrünte Eichen der Hesperis maternalis, und viele andere Aufsätze desselben.

Digitized by Google

die Natur eines Organs durch seinen Ursprungsort nicht verändert werde, geht für mich eben aus der Erkenntniss hervor, dass die morphologische Natur eines Organs in seiner materiellen Substanz begründet ist, und es leuchtet ein, dass Ovularsubstanz bleibt, was sie ist, ob sie aus einem Carpellrand oder am Ende der Blütenachse hervortritt und sich gestaltet.

Wenn der Gedanke, dass die Form der Organe eben nur die äußere Erscheinung ihrer verschiedenen materiellen Beschaffenheit ist, anfangs und in manchen Fällen auf Widerspruch stoßen könnte, so wird doch allgemein zugegeben werden müssen, dass wenigstens in den männlichen und weiblichen Sexualorganen das Wesentliche in einer materiellen Verschiedenheit und nicht bloß in ihrer äußeren Form liegen müsse, da es sonst ganz unerklärlich wäre, warum die materielle Verschmelzung des männlichen und weiblichen Elements zur Erzeugung eines Embryos nöthig ist. Zugleich tritt ja ohnehin wenigstens bei allen höheren Pflanzen die substanzielle Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Organe auffallend genug zu Tage. Gerade von diesem Gesichtspunkt aus gesehen, gewinnen diejenigen Monstrositäten eine besondere Bedeutung, wo weibliche und männliche Organe sich gewissermaßen vermischen, Staubfäden in Carpelle sich umwandeln oder gar an Stelle der Ovula im Innern des Fruchtknotens entstehen, oder Pollenbildung in Carpellen oder gar im Innern des Ovulums eintritt. Mohl[1]) beschreibt den Fall, dass bei Chamaerops humilis in der Wandung sonst normaler Carpelle Pollenbildung stattfand; Masters[2]) bildet den Fruchtknoten von Baeckea diosmaefolia ab, in welchem statt der Ovula vollständig entwickelte Staubgefäße stehen, und beschreibt bei Passiflora und Rosa die Bildung von Pollenkörnern in mehr oder minder veränderten Ovulis, wie es scheint, sogar im Kern des Ovulums selbst. Auch die Bildung von mehr oder minder normalen Antheren ohne und mit Pollen auf der Rückenseite der »Deckblätter« von Pinus alba beschreibt Mohl (l. c. pag. 53). Man sieht also, dass Pollenbildung mit mehr oder minder ausgesprochener Vorbereitung durch Antherenbildung im Ovulum, im Carpell oder gar im »Deckblatt«, wenn man die sogenannte Braktee von Pinus für ein solches und nicht vielmehr für ein Carpell halten will, stattfinden kann. Im Gegensatz dazu erscheinen in monströsen Blüten von Papaver orientale und Sempervivum tectorum (Mohl l. c. pag. 34 ff.)[3]) auf den Staubgefäßen Ovula und bei zunehmender Metamorphose auch Narbengewebe und Griffelbildungen, während die Antherenbildung mehr und mehr schwindet, und das Connectiv sich in ein Carpell umbildet. Mit der Ausdrucksweise der rein formellen Morphologie, dass in solchen Fällen Ovula und Carpelle sich in Antheren und Staubgefäße, oder letztere sich in Carpelle umwandeln, ist natürlich

1) Vermischte Schriften pag. 33.
2) Vegetable Teratology, London 1869, pag. 184.
3) Vergl. auch Engler in Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. X, pag. 309.

Digitized by Google

eben nur die Thatsache äußerlich bezeichnet. Von dem hier geltend gemachten Standpunkt aus können wir aber sagen, dass bei gewissen Störungen der Ernährung und Saftbewegung die Bildungssubstanz männlicher Organe in die bereits angelegten weiblichen Organe eindringen kann, und dass ebenso die zur Erzeugung weiblicher Organe befähigte Substanz in die bereits angelegten Staubgefäße eindringt, und dass die dadurch erzeugten Missbildungen um so weiter fortschreiten, je mehr die eine organbildende Substanz durch die andere verdrängt wird. Auch in diesen Fällen würde die Erklärung der Monstrositäten durch sogenannten Atavismus gewiss auf große Schwierigkeiten stoßen, noch weniger wird man berechtigt sein, im Sinne der herrschenden Morphologie zu sagen, eine Anthere sei eigentlich ein Ovulum, oder ein Staubgefäß ein Carpell; dass letztere beide unter den Sammelbegriff Blätter fallen, steht auch ohne Missbildungen und ohne Phylogenie fest, die Hauptsache ist ja, dass eben die eine Blattform männliche, die andere weibliche Function übernimmt, und gerade in dieser Beziehung zeigen die genannten Monstrositäten gradweise Abweichungen vom normalen Fall, so dass wir wohl berechtigt sind anzunehmen, dass hier so wie in vielen anderen Fällen der Missbildungen wirkliche Störungen der organischen Thätigkeit eingetreten sind, die durchaus nichts mit Erblichkeit und Atavismus zu thun haben, eben so wenig wie menschliche Embryonen mit zwei Köpfen u. dgl. Dass man nun solchen ganz klar ausgesprochenen Thatsachen gegenüber gerade den Einen Fall der vergrünten Ovula berechtigt zu sein glaubt, in phylogenetischem Sinne so zu deuten, wie es von der sogenannten Ovulartheorie geschieht, das müsste durch bessere Beweisgründe erhärtet werden, als durch die bloße Constatirung zahlreicher Übergangsstufen, die ja auch in den vorhin genannten Fällen vorhanden sind.

§ 4.

Die Blütenbildung an etiolirten Sprossen, das Verhalten von Pflanzen bei Wegnahme der Blütenknospen, die Beziehungen zwischen der Ernährung der Hauptwurzel und der Bildung zahlreicher Seitenwurzeln am Stamm, schienen die in § 1 ausgesprochene Ansicht zu unterstützen, dass in der Pflanze verschiedene Bildungsstoffe in begrenzten Quantitäten erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Organe von bestimmter Form zu erzeugen. Die im vorigen Paragraphen erwähnten Monstrositäten lassen sich ferner so deuten, dass bei Ernährungsstörungen, oder überhaupt in Folge störender Einflüsse, diese specifischen Bildungsstoffe gelegentlich an Orte gelangen können, wo normal andere Substanzen zur Organbildung schreiten, welche nun durch jene verdrängt oder mit ihnen gemischt werden, so dass sogenannte Übergangsformen, besser Mischbildungen eintreten, oder geradezu Ersatz eines Organs durch ein anderartiges stattfindet.

Ich wende mich nun zu einer Reihe von Erscheinungen anderer Art,

Digitized by Google

die ihre einfachste Deutung ebenfalls in der Annahme finden, dass verschiedene Organe durch verschiedene Bildungsstoffe erzeugt werden; wobei wir aber zugleich die verschiedene Reactionsfähigkeit der letzteren gegen Schwere und Licht kennen lernen, in deren Folge die räumliche Anordnung der neugebildeten Organe bestimmt wird. Es handelt sich hier um die sogenannten Regenerationserscheinungen, welche bei den Pflanzen mehr als selbst bei niederen Thieren durch künstliche Eingriffe hervorgerufen werden können. Ganz besonders richte ich mein Augenmerk hier auf diejenigen Regenerationen von Wurzeln und Blattsprossen, welche dann eintreten, wenn kleinere Stücke von Stengeln, Wurzeln, ganze Blätter oder Theile derselben von einer Pflanze abgeschnitten und dann günstigen Vegetationsbedingungen unterworfen werden, wo dann bekanntlich durch Bildung neuer Wurzeln und Sprosse das abgeschnittene Stück zu einem lebensfähigen Pflanzenkörper sich ergänzt; was uns hier aber speciell interessirt, das ist die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Wurzeln und Sprosse an einem abgeschnittenen vegetativen Stück einer Pflanze. Über dieses Thema verdanken wir Vöchting in seinem Werk »Organbildung im Pflanzenreich« (Bonn 1878) eine lange Reihe sorgfältiger Untersuchungen mit genauen Literaturangaben. Ich muss hier im Voraus es aussprechen, dass ich die thatsächlichen Angaben Vöchting's für sehr correct halte, weil ich genöthigt bin, seinen Deutungen, Folgerungen und theoretischen Betrachtungen gerade in den Hauptpunkten entgegen zu treten. Es kommt mir darauf an, gestützt auf Vöchting's eigene Erfahrungen sowohl, wie auf andere von mir beobachtete Thatsachen, einige allgemeine Sätze aufzustellen, welche den Einfluss der Schwere (und des Lichts) auf die specifisch organbildenden Stoffe betreffen.

Bevor ich an der Hand von Vöchting's genanntem Werk auf die Erörterung dieser Fragen eintrete, möchte ich noch vorläufig einigen Nachdruck auf die von Vöchting kaum berührte Frage legen, warum denn an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt. Es wäre nichts gewonnen mit der Antwort, dass eben das abgeschnittene Stück sich wieder zu einer ganzen Pflanze ergänze und dass es desshalb eine »Lebenseinheit« (Vöchting) sei, denn das ist eben nur eine andere Bezeichnung der fraglichen Thatsache; vielmehr scheint mir, übereinstimmend mit dem in § 1 geltend gemachten Princip, die nächste Ursache derartiger Regeneration darin zu liegen, dass in dem abgeschnittenen Stück beiderlei bereits von Duhamel angenommene Bildungssubstanzen enthalten sind, die nun an verschiedenen Orten des regenerationsfähigen Stückes Wurzeln und Knospen erzeugen. Hier drängt sich die Frage auf, warum denn diese Wurzeln und Knospen an denselben Punkten nicht auch dann entstehen, wenn das betreffende Stengel- oder Wurzelstück oder Blatt in situ, an der Pflanze und in Verbindung mit den übrigen Organen derselben bleibt; wie kommt es, dass die

Digitized by Google

bloße Abtrennung eines Stückes Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde. Vom Standpunkt der jetzt herrschenden formalen Morphologie aus müssen derartige Vorgänge durchaus geheimnissvoll erscheinen; in dem Bilde, welches nach dem oben citirten Satze Hanstein's die organischen Bewegungen derart leiten soll, dass die neue Pflanze eine Copie desselben wird, müssten natürlich auch alle diejenigen Fälle mit eingeschlossen sein, wo einzelne Stücke der wachsenden Pflanze abgetrennt, und unter ganz verschiedenen Vegetationsbedingungen neue Organe regeneriren. Wie man sich ein solches Urbild der Pflanze zu denken habe, dürfte schwer zu sagen sein. — Zum Glück ist das für die naturwissenschaftliche Betrachtung der Regenerationserscheinungen auch nicht nöthig. Wir kommen weiter mit der Annahme, dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstück (was ja nicht immer der Fall zu sein braucht) wurzelbildende und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich wie gelöste Salze bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen. Dass dies nun an abgeschnittenen Stücken geschieht, während dieselben Stücke in Verbindung mit der ganzen Pflanze weder Wurzeln noch Knospen erzeugen würden, diese Thatsache lässt sich durch eine für meinen dargelegten Standpunkt sehr naheliegende Hypothese erklären. Ich nehme an, dass, so lange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus[1]) dem am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zufließen, während die sprossbildenden Stoffe ebenso nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen. Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten, so ist durch die Schnittflächen selbst ein Hinderniss für die weitere Bewegung gegeben, die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind, weiter zu fließen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würde, so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen, regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamm zuzufließen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen, und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden. — Bei dorsiventralen Stämmen, welche in acropetaler Reihenfolge

1) Bei Keimpflanzen, Knollentrieben u. s. w. würden statt der assimilirenden Blätter die Reservestoffbehälter, bei Schmarotzern die Nährpflanzen oder Nahrungssubstrate überhaupt in Betracht zu ziehen sein.

Digitized by Google

neue Wurzelanlagen auf der Unterseite oder Schattenseite erzeugen, gelangt man zu einer entsprechenden Orientirung, wenn man die hier erwähnten Vorgänge, besonders soweit es die Wurzelbildung betrifft, nicht in longitudinaler Richtung, sondern quer zur Längsachse des Stammes verlaufend annimmt, wie es eben der Organisation derartiger Pflanzen und ihrer Reaction gegen Schwere und Licht entspricht. Zum Theil ist schon in der soeben angedeuteten Annahme die Angabe der Ursache mitenthalten, durch welche vorwiegend auch die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Sprosse und Wurzeln bestimmt wird. Das ist aber eben die Frage, mit welcher sich das oben genannte Werk Vöchting's beschäftigt, in welchem die Ursachen der räumlichen Anordnung der neu entstehenden Organe wesentlich anders aufgefasst werden. Ich halte es für sehr wichtig, in dieser Beziehung eine Klärung der Ansichten und eine Einigung derselben zu erzielen, was nur bei näherem Eingehen auf Vöchting's Angaben möglich ist. Um jedoch den Leser nicht mit einer ausführlichen Wiederholung der in dem genannten Buch gemachten Angaben zu ermüden, setze ich hier den Inhalt desselben, speciell auch die Beobachtungsmethoden Vöchting's als bekannt voraus, und hebe nur diejenigen Stellen hervor, welche unmittelbar die Differenzpunkte zwischen dem Verfasser und mir betreffen. Um zunächst den Gegensatz seiner und meiner Ansichten scharf hervortreten zu lassen, ist es nöthig, einige längere Stellen wörtlich zu citiren. Nachdem er (pag. 25) auf die Beziehungen der Regeneration zu der Thatsache hingewiesen hat, dass an jedem abgeschnittenen Pflanzentheil ein basiscopes und ein acroscopes Ende vorhanden ist oder, wie Vöchting es nennt, dass Scheitel und Basis sich an jeder Stelle der Pflanze ausprägt, sagt er (pag. 21), dass neben dieser Terminologie, die er in seinem Buche benützt, noch eine andere sich aufstellen lasse: »wie wir später zeigen werden, verhalten sich nämlich die Spitze des Zweiges und die Basis der Wurzel hinsichtlich der an ihnen erzeugten Neubildungen gleich; beide produciren Sprosse. In entsprechender Weise bethätigen sich die Basis des Zweiges und die Spitze der Wurzel; beide erzeugen Wurzeln. — Will man auf dieses physiologische Moment den Nachdruck legen, und die Natur der Neubildungen der Bezeichnung zu Grunde legen, so gelten für den Zweig die oben gegebenen morphologischen Definitionen, an der Wurzel aber wechseln sie sich, die Spitze wird hier zur Basis, und umgekehrt die Basis zur Spitze. Nach dieser Bezeichnung erzeugt die Spitze eines Gebildes stets Sprosse, die Basis stets Wurzeln, während nach der morphologischen Terminologie Wurzel und Spross an ihren Spitzen immer das Gleichartige, an den Basen das Ungleichartige hervorbringen«. Da, wie ein sorgfältiges Studium des Buches zeigt, die entscheidenden Versuche Vöchting's an ursprünglich vertical gewachsenen Organstücken gemacht worden sind, so würde diesen Vöchting'schen Orientirungsversuchen der Duhamel'sche Satz zu substituiren sein, dass nämlich für ge-

Digitized by Google

wöhnlich die Wurzeln unten und die Sprosse oben entstehen, worauf ich unten ausführlich noch eingehen werde. Es ist jedenfalls für Vöchting's Ansicht über die Bedeutung von »Spitze und Basis« des regenerationsfähigen Stückes sehr misslich, dass gerade die Blätter, bei denen Spitze und Basis schärfer als irgendwo ausgeprägt sind, sich ganz wesentlich anders verhalten, als Sprosse und Wurzeln; er sagt (pag. 21) selbst: »es sei hier übrigens gleich bemerkt, dass man beim Blatt mit der physiologischen Bezeichnungsart (aber ebenso mit der morphologischen, wie hinzugesetzt werden müsste) in ein schwieriges Dilemma in so fern geräth, als hier Spitze und Basis bezüglich der erzeugten Producte zusammenfallen. Die morphologische Basis des Blattes producirt nämlich beides, Spross und Wurzel, während die Spitze unthätig bleibt«. — Besser und den Thatsachen adäquater sagt Vöchting (pag. 86): »Stengel und Wurzel erzeugen demnach an ihren Spitzen das ihnen morphologisch Gleiche, an ihren Basen das morphologisch Entgegengesetzte. Bringt man die Verhältnisse in Beziehung zum Erdradius, so zeigt sich, dass im Allgemeinen der knospenbildende Theil dem Erdmittelpunkt ab, der wurzelbildende demselben dagegen zugewandt ist«. Oder, so könnten wir mit Duhamel hinzusetzen, die Knospen entstehen oben, und die Wurzeln unten. Im Schlusscapitel seines Werkes fasst Vöchting seine Ansichten zusammen: »das Hauptproblem, sagt er (pag. 240), welches unserer Arbeit zu Grunde lag, lautete: durch welche Kräfte wird die Anlage der wichtigsten Organe, der Wurzeln und Knospen, an gegebenen Pflanzentheilen beherrscht?« Besser würde dem Inhalt des Buches offenbar die Frage entsprechen, durch welche Ursachen wird die räumliche Anordnung der Organe bei der Regeneration bestimmt? »Die Untersuchung, fährt Vöchting fort, hat nun ergeben, dass hier in erster Linie eine erbliche Kraft thätig ist, welche die Maxima ihrer Wirkung an den beiden morphologischen Enden der Lebenseinheit[1]) oder nur an einem derselben erreicht, und die man demnach als eine Function des morphologischen Ortes an der Einheit bezeichnen kann. Nun hängt aber die Begrenzung der letzteren ganz von unserer Willkür ab; wir können durch einen Schnitt jeden beliebigen Ort an einem Pflanzentheil (die Blätter sind aber offenbar auszunehmen) sowohl zur Spitze als zur Basis einer neuen Lebenseinheit machen.« Es ist nicht nöthig, hier auf Vöchting's Folgerungen betreffs der Zellentheorie einzugehen, nur mag im Gegensatz zu dem oben über die Neubildung von Organen Gesagten noch der weitere Satz Vöchting's hier citirt sein (pag. 241): »unter einer Schaar gleichstarker Anlagen von gleicher morphologischer Dignität wird die Energie der Entwicklung der einzelnen Anlage in erster Linie durch ihren morphologischen Ort an der Lebenseinheit bestimmt.« Ich werde im Folgenden einige Beobach-

1) Lebenseinheit nennt Vöchting ein abgeschnittenes Pflanzenstück, welches durch Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu einer lebensfähigen Pflanze werden kann.

Digitized by Google

tungen mittheilen, welche mit den citirten Sätzen Vöchting's nicht zu vereinbaren sind, möchte aber zunächst aus seinen eigenen Beobachtungen den Beweis führen, dass das, was Vöchting die erbliche Kraft nennt, nicht bewiesen ist, und dass die betreffenden Erscheinungen eine ganz andere Deutung zulassen, aus dem einfachen Grunde, weil es sich eben gar nicht um Vöchting's Spitze und Basis, sondern wesentlich darum handelt, dass, wie Duhamel sagte, die Knospen oben und die Wurzeln unten[1]) entstehen. Das sieht allerdings nicht so aus, indem Vöchting die Thatsache constatirt, dass bei abgeschnittenen Stengel- und Wurzelstücken, auch wenn sie in umgekehrter Stellung Organe regeneriren, dennoch die beiden Enden sich in der Hauptsache so verhalten, wie es den Vöchting'schen Definitionen entspricht, d. h. ein umgekehrtes Stengelstück erzeugt auch in dieser Lage Wurzeln am basalen Ende, obgleich dieses oben liegt, ein umgekehrtes Wurzelstück erzeugt Knospen am basalen Ende, obgleich dieses unten liegt. Vöchting hat aber, wie ich glaube, bei der Zusammenfassung der Resultate seiner Beobachtungen zu wenig Gewicht auf zwei Umstände gelegt: zunächst darauf, dass er gerade zu seinen entscheidendsten Versuchen Stücke von Zweigen und Wurzeln benutzte, welche vorher in verticaler Lage, aufwärts, resp. abwärts gewachsen waren, bei denen also die Zweigspitzen und Wurzelbasen oben, die Zweigbasen und Wurzelspitzen während ihres Wachsthums unten lagen. Dass er solche Stücke zu den Versuchen benützte, ist pag. 63, 65, 69, 85, 165, 178 und an anderen Stellen ausdrücklich hervorgehoben; zuweilen fehlt eine genauere Angabe über diesen Punkt, in anderen Fällen, pag. 63, 179, handelt es sich um ursprünglich horizontal gewachsene, pag. 65 sogar um abwärts hängende Sprosse, oder er hatte es mit solchen zu thun, wo eine Neigung zum Plagiotropismus intervenirte, wie bei den von ihm benutzten zwar aufrechten, aber doch nicht streng orthotropen Begonienstengeln. In all diesen Fällen nun will es mir scheinen, dass die Resultate nicht so prägnant waren, wie bei den ursprünglich aufrecht gewachsenen Sprossen, jedenfalls hätten die Schlussfolgerungen Vöchting's an Präcision gewonnen, wenn er den hier angedeuteten Gesichtspunkt bei seinen Versuchen nicht bloß nebenbei mit berücksichtigt, sondern ihm eine ganz principielle Bedeutung von vornherein zuerkannt hätte. Offenbar muss, wenn überhaupt die Schwere eine Bedeutung für die räumliche Vertheilung von Sprossen und Wurzeln an einem regenerirenden Stück besitzt, der Gedanke von vornherein in Betracht gezogen werden, ob nicht schon während des normalen Wachsthums orthotroper Sprosse und Wurzeln durch den Einfluss der Schwere, vielleicht auch den des Lichts, eine innere Disposition hervorgerufen wird, die sich an dem später abgeschnittenen, regenerirenden Stück dadurch geltend

---

1) »Oben« und »unten« ist hier immer im Sinne des Erdradius zu nehmen; während Spitze (Gipfel) und Basis sich auf die innere Symmetrie der Pflanze beziehen.

Digitized by Google

macht, dass das früher abwärts gekehrte Ende zur Wurzelbildung geneigt ist, gleichgiltig, welche Lage später das Organstück während der Regeneration einnimmt. Dass ein solcher Einfluss möglicher Weise bestehen könne, wird von Vöchting selbst, aber nur ganz gelegentlich (pag. 180) und fragweise angedeutet. Der Gedanke wird um so näher gelegt, als ja bei den von Vöchting benutzten Pflanzen [1]) die wurzelbildenden Stoffe ohnehin beständig, während der ganzen Vegetationszeit nach der Wurzel hin, also abwärts fließen, die sprossbildenden ebenso aufwärts, was am abgeschnittenen regenerationsfähigen Stück, wie oben angedeutet wurde, eben dadurch sich geltend machen könnte, dass das bisherige Oberende Knospen, das bisherige Unterende Wurzeln producirt, was bei plagiotropen dorsiventralen Sprossen natürlich anders sein könnte.

Der zweite Punkt, dem, wie ich glaube, Vöchting zu wenig Bedeutung beigelegt hat, ist die von ihm constatirte Thatsache, dass umgekehrt aufgehängte Stücke orthotroper Stengel sich doch nicht genau so verhalten, wie die aufrecht gehängten, dass sich vielmehr eine Tendenz an ihnen zu erkennen gibt, Wurzeln nicht bloß nächst dem basalen Ende, sondern auch weiter unten, Knospen nicht bloß am Gipfelende, sondern auch weiter oben zu erzeugen; eine Erscheinung, die jedenfalls so aufgefasst werden kann, dass zweierlei Ursachen bei der räumlichen Vertheilung der Knospen und Wurzeln bei der Regeneration thätig sind. Vöchting selbst betrachtet die eine und stärker wirkende als eine erbliche, durch Spitze und Basis bedingte Kraft, die andere als einen directen Einfluss der Schwere, während ich jene, scheinbar erbliche Kraft als eine durch die vorausgehende Einwirkung der Schwere und des Lichts verursachte Prädisposition ansehe. Das beste Capitel in Vöchting's Buch ist offenbar das über die Einwirkung der Schwere auf die räumliche Vertheilung der durch Regeneration entstehenden Knospen und Wurzeln, durch welche, wie er ausdrücklich hervorhebt, die Thatsache constatirt wird, dass ein directer Einfluss der Schwere stattfindet. Speciell die Wurzelbildung auf der Unterseite horizontal gelegter Zweige, die bei verticaler Lage sich allseitig bewurzeln, lässt keinen Zweifel über die Thatsache [2]). Besonders beweiskräftig für dieselbe scheinen mir in Vöchting's Werk seine Angaben auf pag. 172, 175, 179, 180, 184, 187.

Wenn nun aber während der Regeneration an einem abgeschnittenen Stück der fragliche Einfluss der Schwere auf die räumliche Anordnung von

---

1) Der andere Fall, wo die Wurzeln am fortwachsenden Gipfel des orthotropen Stammes sich bilden, wie bei den Marattiaceen und Baumfarnen, auch vielen Aroideen u. s. w., müsste betreffs der Regeneration näher untersucht werden.

2) Wenn man Sprosse von Tropaeolum majus, ohne sie von der Mutterpflanze abzuschneiden, im Garten entweder in horizontaler oder in verticaler Lage so mit Erde bedeckt, dass die langgestielten Laubblätter am Licht bleiben, dann tritt die oben erwähnte Thatsache nach einigen Tagen mit großer Eleganz hervor.

Digitized by Google

Wurzeln und Knospen wirklich vorhanden ist, so wäre es denn doch sehr sonderbar, wenn derselbe Einfluss nicht schon vorher, so lange das betreffende Pflanzenstück noch ein Theil der unverletzten Pflanze war, stattgefunden hätte; ich meine, mit der Constatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die organbildenden Stoffe einwirkt. Dass die während der ganzen Wachsthumszeit eines aufrechten Stengels oder einer verticalen Wurzel immerfort stattfindende Einwirkung der Schwere (und des Lichts) sich mehr und mehr steigert, tritt dann eben in der von Vöchting constatirten Thatsache hervor, dass bei der Regeneration am abgeschnittenen Stück die Vertheilung der neuen Wurzeln und Knospen weit mehr von der vorausgegangenen, als von der zur Zeit der Regeneration stattfindenden Einwirkung der Schwere abhängt.

§ 5.

Die am Schluss des vorigen Paragraphen geäußerten Bedenken veranlassten mich schon im Frühjahr 1878, mich nach solchen Pflanzen umzusehen, bei denen möglicherweise die Erscheinungen der Regeneration im Gegensatz zu Vöchting's und in Übereinstimmung mit meiner Ansicht stattfinden könnten. Näher hätte mir allerdings der Gedanke gelegen, die Frage auf rein experimentellem Wege zum Austrag zu bringen, was in der Art möglich gewesen wäre, dass man Pflanzen, etwa solche, auf welche sich Vöchting vorwiegend stützt, monatelang am Klinostaten hätte wachsen lassen, wo die von mir hypothetisch angenommene prädisponirende Einwirkung der Schwere und des Lichts während des Wachsthums der Sprosse ausgeschlossen gewesen wäre; die so am Klinostaten gewachsenen Sprosse hätten nun als Material für Versuche nach Vöchting's Methode benützt werden können. Wäre auch an diesem Material im Sinne Vöchting's die Wirkung von »Spitze und Basis« hervorgetreten, dann wäre allerdings die Frage nach dem in § 4 Gesagten nicht entschieden gewesen; wäre dagegen, wie ich vermuthe, ein abgeschnittenes Stück eines am Klinostaten gewachsenen Sprosses so beschaffen, dass es ebenso in aufrechter, wie in umgekehrter Lage neue Wurzeln unten, neue Knospen oben regenerirt, dann wäre meine Ansicht direct bewiesen. Leider konnte dieser entscheidende Versuch mit den mir zu Gebote stehenden Apparaten nicht gemacht werden, weil die Motoren viel zu schwach sind, um die für den genannten Versuch nöthigen Lasten in vollkommen gleichmäßiger Drehung monatelang zu erhalten. Daher versuchte ich, wie oben bemerkt, die Frage in anderer Art zur Entscheidung zu bringen. Es kam offenbar darauf an, an senkrecht abwärts wachsenden Sprossen Vöchting's Meinung zu prüfen. Wenn solche bei der Regeneration ihre neuen Knospen am basalen, früher oberen Ende, ihre neuen Wurzeln am apicalen, früher unteren Ende

Digitized by Google

erzeugen, so ist Vöchting's Ansicht wenigstens für diese Fälle widerlegt, und für meine Ansicht eine Stütze gewonnen, dass es sich nämlich bei der Regeneration nicht um die morphologische Differenz von Spitze und Basis und von Spross und Wurzel, sondern einfach darum handelt, welches Ende des regenerationsfähigen Stückes an der Mutterpflanze nach oben oder nach unten gekehrt war.

Ein geeignetes Material glaubte ich nun an den unterirdischen dicken Niederblattsprossen (Rhizomen) von Yucca und Cordyline gefunden zu haben. Diese Gattungen bilden bekanntlich mächtige unterirdische Rhizome, deren Äste zumal bei Yuccaarten theils horizontal, theils vertical, bei den von mir benutzten Cordylinen vollkommen vertical wie Hauptwurzeln wachsen. Diese Rhizome bestehen bekanntlich aus cylindrischen, stellenweise knollig anschwellenden, saftig parenchymatischen Achsen, welche mit ringförmigen Niederblättern besetzt sind, und sehr zahlreiche, verzweigte, ganz unregelmäßig gestellte Wurzeln erzeugen. Die zu meinen Versuchen benutzten Rhizome waren in verhältnissmäßig kleinen Töpfen gewachsen und nur ein oder zwei Jahre alt, 1—3 cm dick, 10—20 cm lang; an grossen alten Exemplaren erreichen sie dagegen Armsdicke, und 30—40 cm und mehr Länge. Die vertical abwärts wachsenden Rhizomäste endigen nicht in einer schlanken Terminalknospe, sondern sehen am organischen Ende aus wie quer abgestutzt, und wenn sie beim Abwärtswachsen auf den Boden des Topfes aufstoßen, werden sie wie weiche, plastische Massen breitgedrückt. Seitenknospen entstehen an ihnen nur selten, und solange der aufrechte Laubstamm in vollem Wachsthum begriffen ist, verhalten sich die neu entstehenden Rhizomsprosse ganz wie die eben beschriebenen, sie wenden sich schon in frühester Jugend bei den Cordylinen vertical abwärts und sind von vorn herein auffallend dick, dies umsomehr, je näher am abwärts gekehrten Ende des Muttersprosses sie entspringen. Nur wenn der aufrechte Laubstamm abgeschnitten wird oder aus irgend einer Ursache sein Wachsthum einstellt, kommen aus dem obern Theil des Rhizoms Laubknospen zum Vorschein, von denen ich nicht angeben kann, ob sie schon längere Zeit vorher als ruhende Augen vorhanden waren, oder erst neu entstehen, ein Unterschied, der übrigens hier ebensowenig wie bei Vöchting's Beobachtungen zu bedeuten hat, da die fraglichen Ursachen bei der Anlage wie bei der Ausbildung der Organe thätig sind.

Die experimentellen Ergebnisse mit diesen Rhizomen treten nun nicht ganz so prägnant hervor, wie ich erwartet hatte, weil einige an sich höchst interessante Nebenerscheinungen sich geltend machen, die ich nachher beschreiben werde. Dennoch ist soviel sicher, dass die Regenerationserscheinungen an den Rhizomen, soweit sie deutlich sind, für meine Ansicht und gegen Vöchting sprechen. Ein weiterer Übelstand liegt in der sehr langen Dauer, welche die einzelnen Versuche beanspruchen, es sind immer

Digitized by Google

mehrere Wochen oder Monate nöthig, und nur bei hoher Sommertemperatur treten die fraglichen Wachsthumsvorgänge ein.

Sogleich im Voraus mag erwähnt werden, dass eine scharf ausgesprochene gegenseitige Abhängigkeit zwischen dem aufrechten Laubspross und den Terminalknospen der dicken Rhizome besteht. Die letzteren können nämlich unter Umständen ihren Rhizomcharakter plötzlich aufgeben, die Knospe wird plötzlich schlank, hört auf, ringförmige Niederblätter zu bilden, erzeugt lange Laubblätter, und der sie tragende Achsentheil krümmt sich scharf geotropisch aufwärts, während dieselbe Achse, solange sie den Rhizomcharakter hatte, abwärts oder horizontal wuchs. Diese Erscheinung tritt aber, soweit meine Erfahrungen reichen, nur dann ein, wenn das Wachsthum an der Terminalknospe des aufrecht wachsenden Laubstammes aus irgend einem Grunde sistirt ist, und wenn die Terminalknospe eines Rhizoms lange Zeit aufwärts gekehrt bleibt. Die Erscheinung ist unabhängig vom Licht und beweist, dass die Schwere bei der Umwandlung eines Rhizoms in einen Laubspross mitwirkt.

Um nun diejenigen Erfahrungen, welche die Hauptfrage betreffen, klarzulegen, wird es nöthig sein, eine Reihe meiner Versuche speciell zu beschreiben.

1. Yucca filamentosa. Am 1. Juni 1878 wurde von einer kräftigen Pflanze der aufrechte Laubstamm abgeschnitten, das Rhizom aus der Erde genommen und constatirt, dass es 6 senkrecht abwärts wachsende dicke Äste besaß; darauf wurde dasselbe wieder in seiner normalen Lage in denselben Topf eingepflanzt, und dieser unter einen undurchsichtigen Recipienten an ein Südfenster gestellt. Nach 40 Tagen war ein etiolirter Laubspross über die Erde emporgekommen, der, wie sich beim Austopfen zeigte, aus dem oberen basalen Theil des Rhizoms entsprang, während etwas tiefer unten ein zweiter noch ganz unterirdischer Spross sich gebildet hatte. Die breiten Terminalknospen der Rhizomäste waren unverändert; einige neue Wurzeln waren oberhalb derselben entstanden. — Als Resultat dieses Versuches ist zu constatiren, dass durch Entfernung des verticalen Hauptsprosses das Austreiben von Seitensprossen, und zwar aus dem basalen, nach oben gekehrten Theil des Rhizoms bewirkt wurde, dass dagegen die abwärts gekehrten Endknospen der Rhizomsprosse unverändert blieben; das Rhizom verhielt sich bei der Regeneration betreffs der räumlichen Vertheilung von neuen Sprossen und Wurzeln an Basis und Spitze wie eine verticale Hauptwurzel, aber nicht wie ein Spross; die Regeneration entsprach also nicht der von Vöchting für die Sprosse aufgestellten Regel, wohl aber dem Duhamel'schen Satz, dass die Knospen über den Wurzeln entspringen.

2. Yucca filamentosa. Im April 1878 wurde der verticale Laubspross dicht über der Erde abgeschnitten, das ungefähr 15 cm lange, 3—4 cm dicke, reich bewurzelte Rhizom, welches genau senkrecht abwärts

Digitized by Google

gewachsen war, aus der Erde genommen und dann umgekehrt wieder in die Erde gepflanzt, und zwar so, dass die dicke, früher abwärts gekehrte Rhizomknospe nunmehr aufwärts gestellt war und über die Erde emporragte, wo sie am Südfenster dem Lichte ausgesetzt blieb. Am 1. Juni war aus der aufgerichteten Rhizomknospe ein Laubspross mit 5 langen, schmalen, grünen Blättern entstanden, und außerdem kamen aus dem basalen, jetzt abwärts gekehrten Theil des Rhizoms unterirdisch einige noch wenig entwickelte Seitenknospen zum Vorschein. — Verglichen mit dem vorigen Versuch zeigt dieser, dass die Wegnahme des normalen verticalen Hauptsprosses allein nicht genügt, um die abwärts gekehrte Endknospe eines Rhizoms zur Bildung von Laubblättern zu veranlassen, dass Letzteres vielmehr erst dann geschieht, wenn das bisher abwärts gekehrte Rhizom aufwärts gekehrt wird.

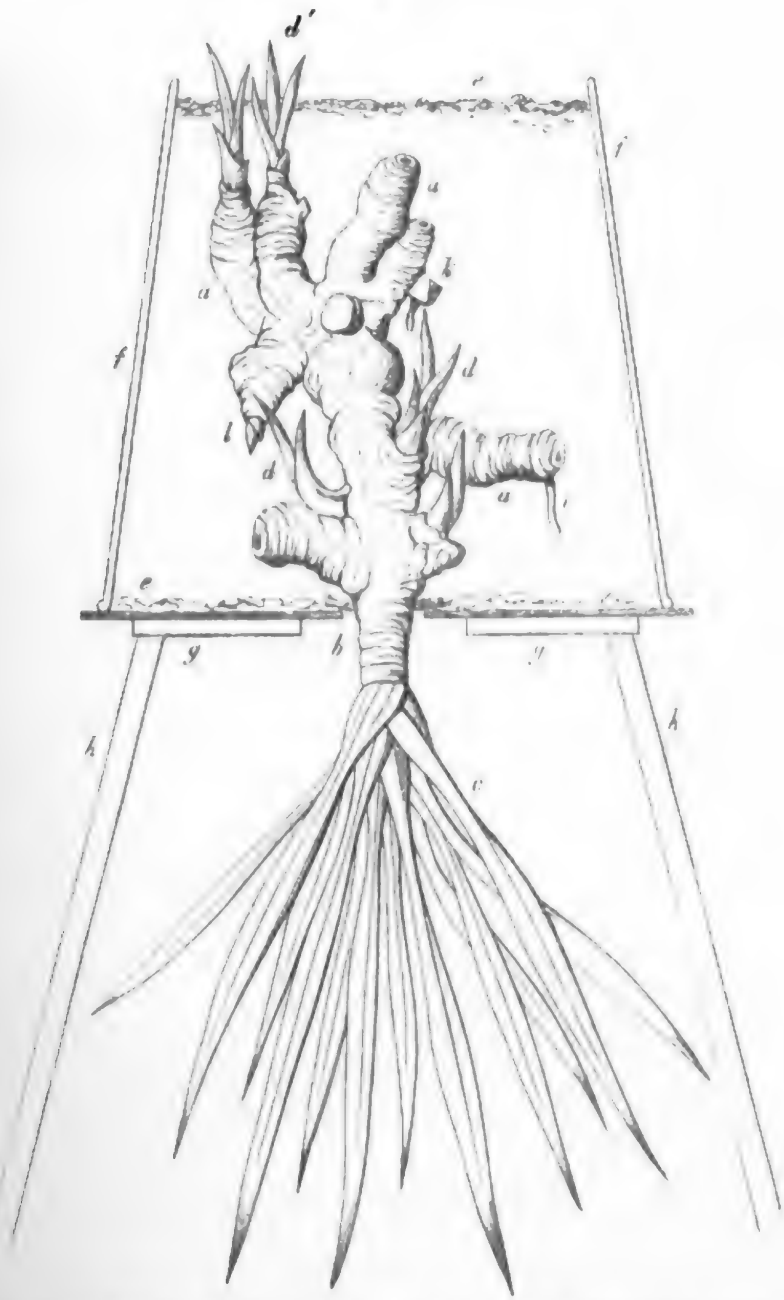
3. Yucca filamentosa. Eine Pflanze mit daumendickem, senkrecht abwärts gewachsenem Rhizom und einem ebensolchen horizontal ausgewachsenen Ast mit zwei abwärts gekehrten dicken Seitenknospen wurde am 18. April aus der Erde genommen, abgewaschen, sämmtliche Wurzeln abgeschnitten, und dann die ganze Pflanze so umgekehrt, dass der normale Laubspross, nunmehr abwärts gerichtet, in einen mit Wasser gefüllten Glascylinder eintauchte, während das ganze Rhizom oberhalb des letzteren in die Luft hinausragte und vom Licht getroffen wurde: der eine Rhizomast schief aufwärts gerichtet, der andere horizontal. Das Ganze mit einer großen Glasglocke bedeckt. — Der im Wasser befindliche Laubspross war am 1. Juni nicht weiter gewachsen, dafür aber hatte sich aus der breiten Terminalknospe des aufgerichteten Rhizomastes ein grünblättriger Laubspross gebildet, aus dessen Basis eine neue Wurzel entsprang; auch tiefer abwärts waren zwei neue Wurzeln entstanden. Auch die Knospe des horizontalen Rhizomastes fing bereits an, schmale lange, grüne Laubblätter zu bilden.

4. Yucca filamentosa. 1879. Zwei sehr kräftige Pflanzen wurden ausgetopft, und Ende April die eine in normaler Stellung mit dem knolligen, aus schiefen und horizontalen Ästen bestehenden Rhizom in Wasser gestellt, während der verticale Laubstamm in die Luft ragte. Die andere Pflanze wurde ganz umgekehrt, der Laubstamm tauchte sammt einem Theil des Rhizoms in Wasser, einer der Rhizomäste war genau aufwärts gerichtet. Beide Pflanzen blieben während zweier Monate dem Licht ausgesetzt. — Nach dieser Zeit hatte die in normaler Stellung befindliche Pflanze an der Unterseite ihrer horizontal ausstreichenden Rhizomäste einige neue Wurzeln von 5—6 cm Länge erzeugt; Seitenknospen oder Bildung von Laubsprossen aus den Rhizomenden war nicht eingetreten. Bei der anderen, umgekehrten Pflanze hatte dagegen die Endknospe des aufgerichteten, knolligen Rhizomastes einen schmalen, grünblättrigen Laubspross gebildet; aus dem Rhizomast selbst kamen auf allen Seiten neue, zum

Digitized by Google

Theil 15—20 cm lange Wurzeln; ein horizontaler und ein schiefer Rhizomast dieser Pflanze hatten dagegen keine Laubblätter, wohl aber auf ihren Unterseiten neue Wurzeln gebildet.

Fig 1.



Yucca gloriosa; *a a* das Rhizom, *b* Stamm, *c* Blattkrone; *d d* unterirdische Laubsprosse aus dem basalen Theil des Rhizoms; *d'* Laubsprosse aus der Endknospe zweier Rhizomsprosse; — *e e* die Erde des Topfes *ff*; *ggbb* das Holzgestell, auf welchem die umgekehrte Pflanze steht, *i* eine neue Wurzel, *k* und *l* neue Rhizomknospen. — Sämmtliche Wurzeln sind in der Figur weggelassen.

5. Yucca gloriosa. 1879. Eine seit 2—3 Jahren in einem großen Topf erwachsene kräftige Pflanze wurde in der Art, wie Fig. 1 zeigt, sammt

Digitized by Google

ihrem Topf umgekehrt aufgestellt, auf einem vierbeinigen Gestell *gh*, an einem sonnigen Platz im Garten. Der aufwärts gekehrte Boden des irdenen Topfes wurde zerschlagen und gänzlich entfernt, der ganze Topf auf dem Gestell durch einen übergestülpten, undurchsichtigen Recipienten verdunkelt. So blieb die Pflanze von Ende Mai bis Ende September stehen, indem die Erde des Topfes hinreichend feucht gehalten wurde. — Als Ende September der Versuch beendigt, das Rhizom herausgenommen wurde, fand sich, dass von den fünf, ursprünglich abwärts gewachsenen Rhizomsprossen, die während des Versuchs aufwärts gekehrt waren, zwei ihre dicke Endknospe in schlanke etiolirte Laubsprosse umgewandelt hatten, an zweien der anderen waren dicke Rhizomknospen (*k*,*l*) abwärts gerichtet entstanden. Außerdem fanden sich an dem knolligen, basalen Theil des Rhizoms, der vor dem Versuch aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrt war, vier schmalblättrige, geotropisch aufwärts gerichtete Sprosse als Seitenknospen, die natürlich, da sie noch ganz unterirdisch wuchsen, nicht grün waren. Neue Wurzeln hatte das Rhizom nicht gebildet, ausgenommen eine einzige *i* an der früheren Oberseite, während des Versuchs Unterseite, eines horizontal ausstreichenden Rhizomastes *a*. Aus der Knospe des Hauptstammes dieser Pflanze, die während des Versuchs abwärts gekehrt war, hatte sich während der langen Zeit kein einziges neues Blatt gebildet, sie war also unthätig, und dementsprechend hatte das Rhizom die beschriebenen Laubsprosse *d'* gebildet.

Die Versuche 2—5 zeigen, dass unter sonst ganz verschiedenen Bedingungen normal abwärts gewachsene Rhizomsprosse von Yucca, wenn der Hauptstamm abgeschnitten oder unthätig ist, und wenn sie selbst in umgekehrter Lage aufgerichtet sind, sich in Laubsprosse umwandeln, und ferner, wenn Seitensprosse aus dem Rhizom überhaupt gebildet werden, dass dieselben aus dem basalen, vor dem Versuch oberen, während des Versuchs unteren Ende des Rhizoms entspringen. Dasselbe zeigten vier daumendicke, etwa 10—12 cm lange Rhizomsprosse von Yucca filamentosa, welche, jeder einzeln für sich, abgeschnitten in aufrechter Stellung, d. h. mit der Knospe nach oben, ganz mit Erde bedeckt eingepflanzt waren. Sie bildeten während des Versuchs (14. Juli bis 9. September 1879) Seitensprosse mit schmalen, etiolirten Laubblättern aus ihren basalen, während des Versuchs abwärts gekehrten Enden. In all diesen Fällen waren also die Seitensprosse so entstanden, als ob die Rhizome nach der von Vöchting aufgestellten Regel verticale Wurzeln wären.

6. Cordyline cernua. 1878. Am 18. April wurde der Stamm mit seiner Laubblattkrone an der Erdoberfläche abgeschnitten; der einzige etwa 15 cm lange, oben dünne, unten knollig angeschwollene und senkrecht abwärts gerichtete Rhizomspross ausgenommen, und dann sogleich in umgekehrter Lage, also die Knospe aufwärts, in Erde gepflanzt, so dass das dicke Knospenende einige Centimeter hoch in die Luft hinausragte,

Digitized by Google

und dem Licht ausgesetzt blieb. — Am 9. August hatte das aufgerichtete Knospenende des Rhizoms sich nicht verändert; dafür hatten sich aus dem basalen Ende des Rhizoms, welches, früher aufwärts gekehrt, während des Versuches nach unten schaute, zwei Laubsprosse gebildet; der eine, etwas weiter aufwärts, war noch junge Knospe, der andere, nahe dem Schnittende entspringend, war hoch über die Erde herausgewachsen, hatte einen mit zahlreichen neuen Seitenwurzeln versehenen, etwa 10 cm langen Stammtheil, dessen unterirdische Blätter klein und schuppenförmig waren, während er oberhalb der Erde 5 normale Laubblätter trug.

Auch hier war es also der basale Theil des Rhizomsprosses, der ursprünglich oben gelegen hatte, während des Versuches aber abwärts gekehrt war, welcher Laubknospen erzeugte, im Gegensatz zu der von Vöchting für Sprosse aufgestellten Regel, aber in Übereinstimmung mit meiner Annahme, dass dasjenige Ende eines Pflanzentheils, welches während seines normalen Wachsthums aufwärts gekehrt war, bei der Regeneration Knospen bildet.

7. Cordyline calocoma. 1879. Eine mehrjährige, mit etwa 50 Blättern am Hauptstamm besetzte Pflanze wurde ausgetopft, nachdem der Hauptstamm abgeschnitten war. Die beiden knolligen, kurzästigen, abwärts gerichteten Rhizomsprosse wurden von einander getrennt und umgekehrt, d. h. mit den Rhizomenden aufwärts in Erde gepflanzt und mit solcher vollständig bedeckt. Nach 43 Tagen (Mai—Juli) hatte sich an den kräftigeren Rhizomen aus einer aufwärts gekehrten dicken Knospe ein schlanker Laubspross mit fünf grünen, großen Blättern gebildet; unterhalb seiner Basis entsprangen aus dem dicken Theil der Achse zwei kräftige, reich verzweigte Wurzeln, ebenso war eine Wurzel unter dem Scheitel eines dicken Rhizomastes, welcher keine Laubblätter getrieben hatte, entstanden. Aus dem basalen Stück des knolligen Rhizoms war außerdem ein Laubspross entsprungen, ganz nahe über der Schnittfläche, und tiefer als einige Wurzeln, welche ebenfalls aus dem basalen Theil des Rhizoms entsprangen. In diesem Falle waren also neue Wurzeln oberhalb eines Seitensprosses entstanden, was sowohl der Vöchting'schen Regel wie meiner Ansicht widersprechen würde, es ist jedoch zu beachten, dass sämmtliche neugebildete Wurzeln unterhalb des kräftigen, oben erwähnten Laubsprosses standen und dass, abgesehen hievon, wenn man sich den ganzen Rhizomkörper nach dem Versuch wieder in seiner normalen Lage denkt, die Wurzeln unterhalb des regenerirten Seitensprosses stehen würden, so dass die räumliche Anordnung beider eine Folge der früheren Einwirkung der Schwere wäre. Dem entspricht auch das Verhalten des anderen, oben erwähnten Rhizomsprosses, der ebenfalls umgekehrt, mit der Knospe aufwärts eingepflanzt war; seine Endknospe war beschädigt und konnte desshalb nicht austreiben; aber dicht unter ihr waren kräftige Wurzeln ausgetrieben, während sich am basalen Ende des Rhizoms etiolirte unterir-

Digitized by Google

dische Laubknospen zeigten. Auch für diesen Spross gilt also Duhamel's Regel, wenn man beachtet, dass der Einfluss der Schwere, welcher während des normalen Wachsthums stattfand, zur Zeit der Regeneration nachwirkte.

8. Cordyline rubra. 1879. 14. Juli bis 9. September. Der Versuch war ganz in derselben Weise wie No. 7 eingerichtet, nur waren die abgeschnittenen und umgekehrt unterirdisch gepflanzten Rhizomstücke viel kräftiger. Das eine mit vier dicken, verticalen Ästen besetzte Rhizomstück hatte aus keinem der Rhizomenden selbst einen Laubspross gebildet; an dem einen Ast war die Endknospe beschädigt, und dicht unterhalb derselben war während des Versuchs eine lange, reichverzweigte Wurzel entstanden; das basale, früher aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrte Ende des Rhizoms hatte drei schlanke, 2—6 cm lange Laubsprosse als Seitenknospen gebildet. Der Erfolg entspricht hier also ganz dem unter No. 7 Gesagten. — Der zweite, mit drei dicken Ästen versehene Rhizomspross hatte aus einem derselben durch Metamorphose der Endknospe einen kräftigen Laubspross mit drei großen grünen Blättern erzeugt, unterhalb desselben war aus dem Rhizomtheil eine verzweigte Wurzel entsprungen; eine solche, besonders kräftige und reich verzweigte fand sich auch neben der Endknospe eines der anderen Rhizomäste, und endlich war eine noch wenig entwickelte, schlanke, geotropisch aufwärts gerichtete Laubknospe aus dem basalen Theil des Rhizoms unterirdisch entstanden. Dieser Rhizomspross entsprach also dem ersten, unter No 7 erwähnten.

9. Cordyline rubra. 1879, Mai bis Ende September (vergl. Fig. 2). Eine kräftige, mehrjährige Pflanze, mit ungefähr 50 cm hohem Stamm und reicher Blattkrone in einem großen irdenen Topf eingewurzelt, wurde ohne weitere Störung, wie Fig. 2 zeigt, umgekehrt auf einem vierbeinigen Gestell an einem sonnigen Platz im Garten aufgestellt, der Boden des Topfes ausgeschlagen, und dann der Topf verdunkelt. — Während der Versuchsdauer wuchs, im Gegensatz zu der oben erwähnten, ebenso behandelten Yucca gloriosa (No. 5), der abwärts gekehrte Laubstamm kräftig fort, krümmte sich dem entsprechend innerhalb der Blattkrone geotropisch aufwärts und erzeugte aus der Knospe mehrere neue Blätter. In Übereinstimmung hiermit hatte keiner der drei sehr kräftigen, früher vertical abwärts gerichteten, während des Versuchs aufwärts gerichteten Rhizomsprosse aus seiner dicken Knospe einen Laubspross gebildet, die Rhizomenden waren mit Ausnahme von einem, und zwar des dünnsten, gar nicht gewachsen; alle hatten aber dicht unter ihrer Knospe lange, sehr kräftige, verzweigte Wurzeln ausgetrieben; einige neue Wurzeln kamen auch weiter gegen die Basis der Rhizomsprosse hin hervor. Bezieht man diese neuen Wurzeln auf den abwärts gekehrten Hauptstamm der ganzen Pflanze, so standen sie allerdings oberhalb des wachsenden Sprosses; aber auch hier kann man die Ansicht geltend machen, dass durch die prädisponi-

Digitized by Google

rende Einwirkung der Schwere während der langen Zeit des normalen Wachsthums die wurzelbildende Substanz sich in die damals abwärts gekehrten Rhizomenden gezogen hatte, aus denen sie nun in Form von Wurzeln während des Versuchs gerade hervortrat, als wenn die Pflanze in ihrer normalen Stellung verblieben wäre. — Betreffs der Correlation zwischen Hauptspross und Rhizom ist noch zu erwähnen, dass unterhalb des aufgerichteten Endes des kräftigsten Rhizomsprosses während des Versuchs ein dicker Seitenspross mit einer Wurzel entstanden war, der sich durch seine Dicke und Blattbildung als junges Rhizom zu erkennen gab und dementsprechend sich geotropisch abwärts wendete.

10. Cordyline rubra. 1879. Von einer Pflanze mit ungefähr 40 cm hohem Hauptstamm, an welchem unten ein senkrechter kräftiger Rhizomspross entsprang, wurde das untere Ende des letzteren abgeschnitten, und die Pflanze wieder wie vorher in Erde gesetzt. Als sie nach etwa 6

Fig. 2.

Cordyline rubra. Topf, Erde und Holzgestell wie in Fig. 1, sind hier weggelassen, nur die Pflanze selbst am Ende des Versuchs gezeichnet; ebenso sind alle alten Wurzeln des Rhizoms weggelassen. — *a a* Rhizom, *b* Hauptstamm, *c* Blattkrone, geotropisch aufwärts gekrümmt; *d d* die während der Versuchsdauer entstandenen Wurzeln; die alten Wurzeln sind weggelassen.

Digitized by Google

Wochen im Spätherbst aus der Erde genommen wurde, zeigte sich über dem Querschnitt am untern Rhizomende eine dicke, etwa centimeterlange, senkrecht abwärts gekehrte Seitenknospe, offenbar ein Rhizomspross, aus welchem auch einige Wurzeln entsprangen. Ich erwähne diesen Versuch hier nur desshalb, weil hier, wie bei einigen der vorhergehenden Versuche, es sich besonders deutlich zeigte, dass an dem unteren Ende eines abwärts wachsenden Rhizomsprosses sich wieder ein Rhizomspross bildet, während aus dem oberen basalen Ende von Rhizomsprossen entspringende Seitenknospen sich als Laubsprosse ausbilden. Nach dem in § 1 geltend gemachten Princip würde man annehmen können, dass zur Bildung von Rhizomsprossen andere Substanzen nöthig sind, als zu der der Laubsprosse, und dass diese in Folge der Einwirkung der Schwere immer nach dem untersten Ende des Pflanzentheils, in welchem sie enthalten sind, zu gelangen suchen, um dort Rhizomknospen zu bilden. Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtete man an den dicken Luftwurzeln der Monsteren und andern großen Aroïdeen: wird die herabhängende Spitze derselben beschädigt oder abgeschnitten, so tritt sofort eine Seitenwurzel auf, die sich ebenfalls senkrecht abwärts kehrt und so gewissermaßen die verloren gegangene Spitze der Mutterwurzel ersetzt; eine Erscheinung, die desshalb Beachtung verdient, weil die frei herabhängenden Luftwurzeln dieser Pflanzen, so lange ihr Vegetationspunkt unbeschädigt ist, sich niemals verzweigen.

Als Hauptergebniss dieser zehn Versuche mit Yucca und Cordyline betrachte ich zwei Thatsachen: 1. dass die dicken, ursprünglich abwärts gekehrten Rhizomknospen sich unmittelbar in Laubsprosse fortsetzen können, vorausgesetzt, dass die Knospe des bisherigen aufrechten Hauptstammes keine Laubblätter producirt, und dass der Rhizomspross selbst mit seiner Spitze aufwärts gekehrt ist. Offenbar erinnert dieser plötzliche Übergang eines wurzelähnlichen Rhizomastes in einen Laubspross an die Verwandlung einer wirklichen Wurzelspitze von Neottia und Anthurium in eine Laubknospe, und es wäre zu untersuchen, ob nicht in diesen Fällen ähnliche Bedingungen der Umwandlung zu Grunde liegen, was weiteren Beobachtungen überlassen bleiben mag. Betreffs des von mir an den Aloïneen beobachteten Vorgangs könnte man zweierlei Auffassungsweisen geltend machen: man könnte sich vorstellen, dass die Bildungssubstanz eines Rhizomsprosses so beschaffen ist, dass sie durch die bloße Umkehrung die Eigenschaften annimmt, welche zur Bildung eines Laubsprosses nöthig sind; oder aber, man könnte sich vorstellen, dass in dem Rhizom auch solche Substanz mit enthalten ist, welche einen Laubspross erzeugen kann; dass diese aber bei normaler Lage des Rhizoms sich aufwärts bewegt, und so in dem nach oben gekehrten Basaltheil des Rhizoms Laubknospen bildet, oder durch den Stamm emporsteigend bis in die Knospe der Blattkrone gelangt, um dort verwendet zu werden. 2. Soweit es sich bei meinen

Digitized by Google

Versuchen mit Aloïneen um Bildung von Seitenknospen und Wurzeln handelt, entsprechen, wie wiederholt betont wurde, die Resultate keineswegs der Vöchting'schen Regel, wonach am basalen Ende der Sprosse Wurzeln, am apicalen aber Knospen entstehen sollen; vielmehr verhalten sich die abwärts gewachsenen Rhizomsprosse nach der von Vöchting für die Wurzeln aufgestellten Regel, indem sie am basalen Ende Knospen, am apicalen Wurzeln erzeugen. Mit der bloßen Constatirung dieser Thatsache ist schon gesagt, dass es sich hier gar nicht um den sogenannten morphologischen Unterschied von Sprossen und Wurzeln handelt, und dass ebenso die von Vöchting angenommene Bedeutung von Spitze und Basis nicht besteht. Dagegen glaube ich, dass diese Thatsachen gerade so wie zahlreiche von Vöchting selbst beobachtete Erscheinungen dahin zu deuten sind, dass die räumliche Vertheilung von Wurzeln und Knospen, welche an einem regenerationsfähigen Stück entstehen, ganz vorwiegend davon abhängt, welches Ende des betreffenden Organstückes während seines normalen Wachthums aufwärts, und welches abwärts gekehrt war, so dass diese räumliche Vertheilung selbst als eine Wirkung der Schwere, vielleicht unter Mitwirkung des Lichts aufzufassen ist. Trägt man dieser Nachwirkung bei Beurtheilung der Erscheinungen genügend Rechnung, so bleibt also der alte Duhamel'sche Satz, dass es gegen die Natur sei, wenn Wurzeln oberhalb der Knospen entspringen, in Geltung, und ebenso die von Duhamel hinzugesetzte Bemerkung, dass es scheine, als ob die zur Bildung der Sprosse geeignete Substanz eine Tendenz habe, aufwärts zu steigen, die zur Wurzelbildung geeignete aber nach unten hin strebe. Ist dies aber, wie ich kaum zweifle, richtig, so ist mit den von Vöchting und mir constatirten Thatsachen eine ganz allgemein im Pflanzenreich verbreitete Wirkung der Schwere, mit der vielleicht eine gleichsinnige Wirkung des Lichts verbunden ist, constatirt.

§ 6.

Ich habe die Einwirkung des Lichts auf die Bewegung der wurzelbildenden und sprossbildenden Stoffe bisher nur ganz nebenbei mit erwähnt, und möchte hier noch Einiges darüber beibringen. Wenn überhaupt das Licht in ähnlicher Weise wie die Gravitation auf die Bewegung organbildender Stoffe einwirkt, so wird die resultirende Richtung dieser Wirkung auf die freistehende, allseitig beleuchtete Pflanze ebenfalls eine verticale oder nur wenig davon abweichende sein müssen, also im allgemeinen mit der Richtung zusammenfallen, in welcher auch die Schwere wirkt; denn für die Pflanze kommt weit weniger das directe Sonnenlicht, als das vom gesammten Himmelsgewölbe reflectirte in Betracht, und es leuchtet ein, dass, wenn dieses allseitig vom Himmelsgewölbe zurückgestrahlte Licht allseitig um eine freistehende Pflanze herum annähernd symmetrisch vertheilt ist, die Wirkung so sein muss, als ob die Pflanze vom Zenith aus

Digitized by Google

allein beleuchtet würde. Nehmen wir nun ferner noch an, die Einwirkung des Lichtes auf die Bewegung der organbildenden Stoffe sei eine doppelte, wie die der Schwere: die wurzelbildende Substanz werde in der Richtung des Strahles von der Lichtquelle hinweg, die sprossbildende dagegen zur Lichtquelle hingetrieben; so ergibt sich, dass unter gewöhnlichen Wachsthumsverhältnissen von Pflanzen mit orthotropem Hauptstamm die Wirkungen von Licht und Schwere gleichsinnig stattfinden müssen. Dass aber eine solche Wirkung des Lichts existirt, dafür liegen wenigstens einige Erfahrungen gegenwärtig vor. Dass Wurzelanlagen an oberirdischen Stengeltheilen am Auswachsen verhindert werden, wenn sie überhaupt beleuchtet sind, habe ich schon in meinen § 2 erwähnten Untersuchungen beschrieben, und lässt sich überaus leicht an den Wurzelanlagen des Stammes von Cucurbita constatiren; es bedarf nur der Verdunklung der betreffenden Stammstelle, um ein lebhaftes Wachsthum der Wurzelanlagen hervorzurufen. Viel wichtiger als die Constatirung dieser Thatsache ist es aber, dass die Wurzelbildung in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung des Lichtstrahls steht. Pfeffer constatirte, dass an dem Thallus von Marchantia die Wurzelanlagen nur auf der Schattenseite entstehen, und von der Lichtquelle hinwegwachsen. An den flachen Sprossen von Lepismium radicans, welche wie viele andere Cacteen unter ihrer fortwachsenden Spitze gern Luftwurzeln bilden, beobachtete Vöchting (l. c. pag. 148 ff.), dass bei einseitiger Beleuchtung immer nur die auf der Schattenseite befindlichen Wurzelanlagen auswachsen. Betreffs des Epheu's zeigte ich sodann, dass die Luftwurzeln auf jeder der beiden Hauptseiten entstehen können, je nachdem die eine oder andere beschattet ist (»Arbeiten« II, pag. 267). In neuester Zeit haben Leitgeb [1]) und Prantl [2]) eine derartige Lichtwirkung, die sich nicht bloß auf die Haarwurzeln, sondern auch auf die Geschlechtsorgane bezieht, an den Farnprothallien nachgewiesen: durch die Beleuchtung der Oberseite wird die wurzelbildende und die archegonienbildende Substanz nach der Schattenseite hin gedrängt und bildet dort Haarwurzeln und Archegonien, selbst dann, wenn die bisherige Unterseite von unten beleuchtet wird, wobei die neuen Wurzeln und Archegonien auf der beschatteten Oberseite entstehen.

Ich habe schon früher [3]) betreffs der heliotropischen Krümmungen den

---

1) Flora 1879, No. 20.

2) Botan. Ztg. 1879, No. 44, 45.

3) Flora 1876, pag. 65. H. Muller sagt daselbst, nachdem er auf die alte Theorie des Heliotropismus hingewiesen: »Zu einer ganz anderen Ansicht über die heliotropische Wirkung — gelangte Sachs bei seinen Untersuchungen über Geotropismus; er sah sich zu der Annahme veranlasst, dass auch bei den heliotropischen Krümmungen, ganz ebenso wie bei den geotropischen, es nicht auf eine Differenz der Intensität der einwirkenden Kraft auf entgegengesetzten Seiten des Organs ankommen möchte, dass vielmehr die heliotropische Wirkung des Lichts blos auf der Richtung desselben beruhe«.

Digitized by Google

Gedanken zur Geltung zu bringen gesucht, dass es sich dabei gar nicht um die stärkere Beleuchtung der Lichtseite und die schwächere der Schattenseite handelt, sondern nur darum, dass der Lichtstrahl in einer bestimmten Richtung durch den heliotropischen Pflanzentheil hindurchgeht, dass also, um es noch klarer zu bezeichnen, die heliotropische, positive oder negative Krümmung auch dann eintreten würde, wenn das reizbare Organ vollständig durchsichtig wäre, wobei natürlich die der Lichtquelle zugekehrte Seite und die von ihr abgekehrte gleich stark beleuchtet sind. Diese, wie es scheint, von Wiesner [1]) vollständig missverstandene Ansicht lässt sich nicht nur auf alle heliotropischen Krümmungen anwenden, sondern auch auf die vorhin genannten Fälle der Wurzelbildung auf der Schattenseite einseitig und quer zu ihrer Wachsthumsachse beleuchteter Pflanzentheile. Versucht man es, die oben genannten Thatsachen ohne jede theoretische Voreingenommenheit auf einen klaren Ausdruck zu bringen, so können wir offenbar sagen, die wurzelbildende Substanz wandert in diesen Fällen in der Richtung des Lichtstrahles von der Lichtquelle hinweg, also nach der Schattenseite hin [2]), und sie würde dies wahrscheinlich auch dann thun, wenn der wurzelbildende Pflanzentheil gar kein Licht absorbirte, also die Beleuchtung desselben auf beiden Seiten gleich intensiv wäre, da es meiner Ansicht nach, gerade so wie bei der Wirkung der Gravitation auf die Pflanze, ganz allein auf die Richtung der wirkenden Kraft als Reizmittel ankommt. Soweit meine Auffassung den positiven und negativen Heliotropismus betrifft, ist sie bereits durch die citirte Arbeit Hermann Müller's mit Thatsachen gestützt worden, und eine dem vorliegenden Heft einverleibte Beobachtungsreihe von Francis Darwin ist in demselben Sinne zu verwerthen [3]).

Meine Ansicht, dass die wurzelbildende Substanz desshalb auf der Schattenseite der querdurchleuchteten Prothallien, Hedera- und Lepismiumzweige u. s. w. zum Vorschein kommt, weil sie sich in der Richtung des Lichtstrahls von der Lichtquelle fortbewegt, könnte man kürzer vielleicht mit den Worten formuliren, sie werde von der Lichtquelle abgestossen, womit indessen über die wahre Natur der Wirkung, welche das Licht in der Pflanze ausübt, durchaus nichts ausgesagt sein soll; der gebrauchte Ausdruck soll eben nur den Vorgang, um den es sich handelt, in seinem Resultat veranschaulichen.

Bei den Brutknospen von Marchantia, den Lepismiumzweigen, den Pro-

---

1) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. Wien 1878, pag. 29.

2) Ebenso wandert das Protoplasma von Äthalium, wenn es soeben über die Lohe hervorgetreten ist und von oben beleuchtet wird, in diese zurück.

3) Jedenfalls zeigt die von Müller und Darwin constatirte Thatsache, dass negativ heliotropische Organe ebenso wie die positiv heliotropischen bei allseitiger Beleuchtung langsamer als im Finstern wachsen, dass die De Candolle'sche, von Wiesner wieder aufgenommene Theorie des positiven Heliotropismus auf den negativen keine Anwendung finden kann.

Digitized by Google

thallien und Epheustengeln handelt es sich um solche Versuche, wo das Licht quer zur Wachsthumsachse durch die Pflanze geht, und dem entsprechend auch die Bewegung der wurzelbildenden Substanz den Pflanzentheil quer durchsetzt; in einen aufrechten Stamm, in welchen das Licht überhaupt eindringen kann, dringt es nun vorwiegend schief von oben allseitig ein, und wenn wir die eben geltend gemachte Vorstellungsweise festhalten wollen, so folgt ohne Weiteres, dass die im Stamm etwa enthaltene wurzelbildende Substanz der Längsachse parallel abwärts getrieben werden muss, also in derselben Richtung, in welcher sie von der Erde angezogen wird.

Zunächst sollten diese wenigen Bemerkungen über die Wirkung des Lichts auf die Entstehungsorte der Organe nur zur Vervollständigung des in dieser Beziehung über die Schwerkraft Gesagten dienen; eine erschöpfende Klarlegung meiner angedeuteten Ansicht über das Licht als Reizmittel bei heliotropischen Erscheinungen und den hier besprochenen Vorgängen gedenke ich später anderwärts zu geben.

Würzburg, im December 1879.

Digitized by Google

XVIII.

Über einige horizontal wachsende Rhizome.

Von

Fredr. Elfving (Helsingfors).

Beim Studium der vertical wachsenden Hauptwurzeln und Stämme entstanden, haben sich die Begriffe Geotropismus und Heliotropismus in der Weise ausgebildet, dass man darunter jetzt wohl allgemein das Vermögen wachsthumsfähiger Pflanzentheile, sich in der Richtung der Lothlinie resp. des resultirenden Lichtstrahles zu stellen, versteht. Je nachdem nun in der so erreichten Gleichgewichtslage die Spitze des betreffenden Organs gegen den Erdmittelpunkt hin oder von ihm weg gerichtet ist, unterscheidet man zwischen positivem und negativem Geotropismus. Dasselbe gilt, mutatis mutandis, für den Heliotropismus.

Dabei konnte aber nicht übersehen werden, dass außer den erwähnten senkrecht wachsenden Wurzeln und Stämmen die meisten Pflanzenorgane eine zum Horizont schiefe Lage einnehmen. Zum Verständniss dieser Thatsache sind verschiedene Erklärungsversuche gemacht. Ohne auf dieselben hier näher einzugehen, will ich nur erwähnen, dass die meisten Autoren auch den schiefen Organen geotropische und heliotropische Eigenschaften im oben gedachten Sinne des Wortes zuschreiben. Die Ursache, dass die betreffenden Pflanzentheile jedoch nicht senkrecht wachsen, wird theils in verschiedenen Combinationen von Geotropismus und Heliotropismus, theils in deren Zusammenwirken mit dem Gewicht des Organs und mit inneren Ursachen gesucht. In einzelnen Fällen endlich soll die schiefe Lage des Organs von einer vollständigen Reactionsunfähigkeit gegen äußere Kräfte herrühren.

Im Gegensatz hierzu nahm Frank an, dass die grosse Mehrzahl der horizontal wachsenden Pflanzentheile diese Lage besonderen Eigenschaften verdankt, die er als Transversal-Geotropismus und Transversal-Heliotropismus bezeichnet und welche dahin führen sollen, dass das betreffende Organ sich senkrecht zur Schwere, resp. zum Licht stellt.

In neuester Zeit hat schließlich Sachs [1]) den schiefen Wuchs der meisten

1) Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeit. d. botan. Inst. in Würzburg. Zweiter Band pag. 226.

Digitized by Google

Pflanzentheile — den Plagiotropismus — auf die verschiedene organische Ausbildung ihrer Bauch- und Rückenseite — ihre Dorsiventralität — und eine davon abhängige verschiedene Reactionsfähigkeit der beiden Seiten gegen Licht und Schwere zurückgeführt. Radiäre, allseitig gleich empfindliche Organe wachsen dagegen in der Regel aufrecht — sind orthotrop. Aber auch ein radiäres Organ kann unter Umständen plagiotrop werden. Als Beispiel erwähnt Sachs die Laubsprosse von Tropaeolum, welche unter dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus plagiotrop werden, und die schief wachsenden Nebenwurzeln, bei welchen der positive Geotropismus nur so lange wirkt, bis das Organ einen bestimmten Winkel mit der Verticalen macht.

Nun gibt es aber bekanntlich unterirdische Pflanzenorgane, die wagerecht wachsen, also rechtwinklig zur Richtung der Schwere, und es fragt sich, wie dieser horizontale Wuchs zu Stande kommt. Da das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus selbstverständlich hier ausgeschlossen ist, dachte ich, dass die horizontale Lage derartiger Organe durch ihre Dorsiventralität bedingt sein möchte. Es schien mir die Untersuchung dieses Verhältnisses wünschenswerth, um so mehr als Frank die unterirdischen Organe nicht berücksichtigt hatte. Hierbei kam ich zu Resultaten, deren Mittheilung hier folgt.

Meine hauptsächlichsten Untersuchungsobjecte waren die horizontal kriechenden Rhizome von Heleocharis palustris, Sparganium ramosum und Scirpus maritimus.

Am günstigsten erwies sich die in Culturen sehr wohl gedeihende Heleocharis. Das Wachsthum der Rhizome, welches wie bei den Wurzeln ein ausgeprägtes Spitzenwachsthum ist, dauert fast den ganzen Sommer durch; dieselben können dabei eine Länge von mehreren Decimetern erreichen, die einzelnen Internodien sind einige Centimeter lang. Aus dieser horizontal kriechenden Achse entstehen die aufrechten, später ährentragenden Achsen mit einer Divergenz von $^1/_3$.

Um das Verhalten solcher in verschiedenen Lagen eingepflanzten Rhizome leicht beobachten zu können, brachte ich die frisch ausgegrabenen Pflanzen in die von Sachs [1]) beschriebenen und abgebildeten Zinkkästen mit Glaswänden. Die Rhizome wurden beim Versetzen in die mit guter Gartenerde angefüllten Kästen dicht an die Glaswände angedrückt, so dass die unten beschriebenen Erscheinungen direct, ohne die Pflanzen zu stören, beobachtet werden konnten. Um jede Einwirkung des Lichtes auszuschließen, wurden die Glaswände mit Pappscheiben bedeckt. Die so hergerichteten Culturen stellte ich ins Freie und bemühte mich, durch reichliches Begießen so weit als möglich normale Vegetationsbedingungen her-

1) Arbeiten des botanischen Institus in Würzburg. Erster Band pag. 387, 388.

Digitized by Google

zustellen. Die Pflanzen gediehen sehr gut und kamen auch in den Kästen zur Blüte.

Wie schon oben angedeutet, wurden beim Versetzen der Pflanzen die Rhizome in verschiedene Lagen gebracht. Einige kamen in die normale wagerechte Lage, andere wurden um ihre Längsachse um 180° gedreht, so dass sie zwar wieder horizontal, aber mit der früheren Oberseite nach unten gerichtet waren; diese Lage werde ich der Kürze halber als die inverse bezeichnen. Einige wurden mit der Spitze nach oben, andere wieder mit der Spitze nach unten gekehrt eingepflanzt, wobei das Organ bald vollkommen senkrecht, bald schief zu stehen kam. Die Lage der Rhizome beim Beginn der Versuche wurde durch Tuschemarken an den Glaswänden fixirt.

Bei hinreichend hoher Temperatur genügten gewöhnlich zehn bis vierzehn Tage, um ganz prägnante Resultate zu bekommen. Es zeigte sich hierbei, dass die in normale Lage versetzten Rhizome in derselben Richtung fortwuchsen, ein Zeichen, dass das Wachsthum in meinen Culturen normal verlief. Die inversen Rhizome wuchsen ebenfalls, ohne irgend welche Krümmungen, horizontal weiter. Dabei waren keine Torsionen zu sehen; die aufrechten Seitenachsen entstanden wie vorher an allen Seiten des Rhizoms mit derselben Divergenz wie früher und schlossen sich, was ihre Entstehungsart betrifft, unmittelbar an dieses an, so dass die dritte Achse, welche nach der Inversion auswuchs, an derselben Seite des Stammes als die jüngste Achse, welche in der normalen Lage des Rhizoms ausgebildet war, stand.

Was die mit der Spitze nach aufwärts gestellten Rhizome betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, dass die ausgewachsenen Internodien sowie diejenigen, welche am Anfang des Versuchs noch in Streckung begriffen waren, keinerlei Krümmungen erlitten. Die neu zugewachsenen Internodien dagegen standen horizontal und zwar war die Krümmung von der verticalen oder schiefen Lage zur horizontalen eine sehr scharfe. Wurde zum Beispiel das Rhizom am Anfang des Versuchs senkrecht gestellt, so war der jüngere, horizontale Theil durch ein sehr scharfes Knie von 90° gegen den älteren abgesetzt.

Ganz in derselben Weise verhielten sich die abwärts gerichteten Rhizome. In dem einen wie in dem anderen Falle erfolgte eine Krümmung — und zwar auf dem kürzesten Wege — bis die horizontale Lage erreicht war; dann wuchs das Organ in dieser Richtung weiter.

Mehrmals habe ich auch ein und dasselbe Rhizom nach einander in verschiedene Lagen zum Horizont gebracht. So wurde z. B. ein Rhizom eingepflanzt, mit der Spitze nach aufwärts gerichtet; es erfolgte eine Abwärtskrümmung zur wagerechten Lage. Dann wurde der Kasten mit der Pflanze so umgestürzt, dass die Rhizomspitze abwärts sah, es trat eine Aufwärtskrümmung ein, bis wieder die horizontale Lage erreicht war, u. s. w.

Digitized by Google

Es lassen sich in dieser Weise Krümmungen von fast beliebiger Form hervorrufen.

In Blumentöpfen cultivirte Pflanzen zeigten ein vollkommen übereinstimmendes Verhalten.

Wegen ihrer größeren Empfindlichkeit schwieriger zu cultivirende Objecte sind die Ausläufer von Sparganium ramosum und Scirpus maritimus. Bekanntlich vermehren sich diese Arten, wie auch andere Cyperaceen, durch Stolonen, die im Frühjahr die Blattscheiden an der ein wenig angeschwollenen Stammbasis durchbrechen und, horizontal durch den Boden kriechend, bei einer Dicke von einigen Millimetern eine nicht unbeträchtliche Länge erreichen — ich fand einzelne, die $^1/_3$ Meter lang waren — bis endlich die Spitze sich aufrichtet, eigene Wurzeln bildet und zu einer neuen Pflanze auswächst, welche dann ihrerseits wieder neue Ausläufer bildet.

Anfangs stellte ich Culturen sowohl in Wasser als in Erde an. Bei den Wasserculturen geschah es aber fast regelmäßig, dass die Stolonen nicht mehr in die Länge wuchsen, sondern ihre Spitzen richteten sich — gleichgiltig welche Richtung sie ursprünglich innehatten — aufwärts, um neue orthotrope Sprosse zu erzeugen. Dieser Umstand veranlasste bekanntlich Hofmeister [1]) zu der Annahme, dass der horizontale Wuchs der Ausläufer von Sparganium und verwandten Pflanzen nur durch den Widerstand, welchen dieselben in der umgebenden Erde finden, bedingt sei. Dieselbe Erscheinung trat auch ein bei in Erde versetzten Exemplaren, wenn ich nämlich den Stamm geknickt oder stark gebogen hatte, was ich anfangs öfters that, um die Stolonen in die gewünschte Lage zu bringen. Herr Professor Sachs machte mich darauf aufmerksam, dass man es in diesem letzten Falle wohl mit einem Einflusse eines Organs auf ein anderes zu thun hat, wie ja schon für die Nebenwurzeln und Äste eine Abhängigkeit von dem Muttersprosse bekannt ist.

Im weiteren Verlauf der Versuche wurden die Pflanzen ausschließlich in Erde, bei reichlicher Wasserzufuhr cultivirt, wobei ich natürlich vermied, den Stamm irgendwie zu verletzen. — Eine Länge wie die oben angegebene, welche übrigens auch im Freien nicht häufig vorkommt, erreichten die Ausläufer in meinen Culturen nicht; sie schwankte zwischen 5 und 20 Centimeter.

Im großen Ganzen verhalten sich diese Rhizome wie die von Heleocharis, nur stellen sie sich nicht so genau horizontal wie jene, bei welchen die größte Abweichung von der horizontalen kaum 10° beträgt, aber auch bei ihnen erreichte die Abweichung nur in einzelnen Fällen eine Größe von 25°. — Es zeigte sich somit, dass die inversen Stolonen in derselben Richtung wuchsen wie die normalen. Sehr instructiv war folgender Fall.

1) Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. III. pag. 107.

Digitized by Google

An einer Pflanze war am Anfang des Versuchs ein (circa 9 cm) langer Ausläufer horizontal ausgewachsen und unmittelbar darüber ein anderer angelegt (etwa 1 cm lang). Das Exemplar wurde in umgekehrter Lage eingepflanzt. Der junge Ausläufer wuchs dann in dieser neuen inversen Lage genau in derselben Richtung als der unter normalen Verhältnissen ausgebildete und erreichte auch dieselbe Länge.

Ausläufer, die ich mit der Spitze vertical auf- oder abwärts stellte, krümmten sich auf dem kürzesten Wege, bis sie horizontal standen, in welcher Lage sie dann weiter fortwuchsen. Sehr schön beobachtete ich diese Verhältnisse einmal an einem und demselben Exemplare, an dem zwei diametral entgegengesetzte Ausläufer angelegt waren. Die Pflanze wurde so versetzt, dass die Spitze des einen Stolo schief nach unten, die des anderen schief nach oben gerichtet war. Beide krümmten sich, bis sie die wagerechte Lage erreicht hatten; hierbei wurde in dem ersten Falle die ursprüngliche Oberseite, in dem anderen die Unterseite concav. — Nebenbei sei noch erwähnt, dass die Krümmung nicht so scharf wie bei Heleocharis, sondern in einem flachen Bogen erfolgt, was wahrscheinlich durch die größere Länge der wachsenden Region bedingt ist; genaue Messungen waren indessen wegen der langen Blattschuppen sehr schwer vorzunehmen.

Stellen wir jetzt die Ergebnisse der beschriebenen Versuche zusammen, so ist ersichtlich, dass die Gleichgewichtslage der betreffenden Rhizome die horizontale ist. Dabei fällt es aber auf, dass die inversen Organe keine Krümmungen oder Torsionen erfahren hatten. Anders verhalten sich andere bisher untersuchte, wagerechte Pflanzenorgane. Wenn man zum Beispiel einen horizontal gewachsenen Inflorescenzzweig von Atropa Belladonna in inverse Lage bringt, so krümmt sich die wachsende Spitze aufwärts und rückwärts, bis die frühere Oberseite wieder nach oben schaut, um in dieser Gleichgewichtslage weiter zu wachsen [1]). In ähnlicher Weise oder durch Torsionen nehmen auch, nach Frank [2]), die horizontal wachsenden, »transversal-geotropischen« Zweige von verschiedenen Bäumen und Sträuchern ihre normale Lage wieder an, wenn man sie umkehrt. Die betreffenden Organe sind eben dorsiventral. Unter dem Einfluss der Schwere erleiden aber die inversen Rhizome keinerlei Krümmungen oder Torsionen; sie lassen keine Bauch- und Rückenseite erkennen. Folglich müssen wir die betreffenden Organe als radiär bezeichnen, was auch ihre anatomische Structur und (bei Heleocharis) die Anordnung der orthotropen Seitenachsen vermuthen ließ.

Eine gewisse Ähnlichkeit bietet dieser Fall mit dem Verhalten der schief abwärts wachsenden Nebenwurzeln. Wie Sachs [3]) ausführlich erörtert hat, sind die Nebenwurzeln positiv geotropisch, die krümmende Ein-

1) Sachs in Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg. Zweiter Band pag 264.

2) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, pag. 22—43.

3) Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg. Erster Band pag. 264 u. f. Zweiter Band pag. 240.

Digitized by Google

wirkung der Schwere hört aber auf, wenn das Organ einen gewissen spitzen Winkel mit der Verticalen macht. Den horizontalen Wuchs der untersuchten Rhizome kann man aber nicht in derselben Weise auffassen. Man müsste dann sagen: wenn die Spitze nach oben gerichtet wird, ist das Organ positiv geotropisch und krümmt sich, bis es horizontal steht; wenn dagegen die Spitze nach unten sieht, ist das Organ negativ geotropisch, wobei wieder die krümmende Einwirkung der Schwere aufhört, wenn das Organ senkrecht zur Verticalen steht.

Dem Organ als Ganzen kann man meiner Auffassung nach weder positiven noch negativen Geotropismus zuschreiben; wohl aber kann man sich ein solches Organ aus Elementen, die zum Theil positiv, zum Theil negativ geotropisch sind, aufgebaut denken; theoretische Betrachtungen, auf die ich nicht eingehen will. Auch ist mir jeder Gedanke an eine »Polarisation der Zellhäute«, wie sie Frank annahm, fern.

Wenn es also radiäre Organe gibt, die sich unter der Einwirkung der Schwere horizontal stellen — eine Thatsache, die wir ebensowenig zur Zeit erklären können wie die Erscheinungen des gewöhnlichen Geotropismus — so scheint es mir geboten, diejenige senkrechte Lage eines Pflanzenorgans, welche durch den positiven Geotropismus hervorgerufen wird, und diejenige, welche vom negativen Geotropismus abhängt, nur als zwei Grenzfälle zu betrachten von den Richtungen, welche radiäre Pflanzentheile unter der Einwirkung der Schwerkraft annehmen können.

Helsingfors, October 1879.

Digitized by Google

XIX.

Über eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin.

Von

Fredr. Elfving (Helsingfors).

Es ist eine in der Pflanzenphysiologie längst festgestellte Thatsache, dass die Entstehung des Chlorophylls der Angiospermen an das Zusammentreffen von Licht und eine gewisse, für verschiedene Pflanzen verschiedene Temperatur gebunden ist, so dass weder das Licht bei niedriger Temperatur, noch die Wärme ohne Licht im Stande ist, den betreffenden Process hervorzurufen. Bekannte Ausnahmen hiervon sind nur die Coniferenkeimlinge und die Farnwedel, die auch in tiefster Finsterniss Chlorophyll erzeugen, wenn die Temperatur hoch genug ist.

Die Blätter der im Dunkeln gewachsenen Angiospermenkeimlinge sind bekanntlich gelb; sie enthalten einen zum Theil an amorphes, zum Theil an körniges Protoplasma gebundenen gelben Farbstoff, den Pringsheim als Etiolin bezeichnet hat. — Über die Beziehung des Etiolins zum Chlorophyll sind verschiedene Ansichten ausgesprochen, eine Thatsache ist, dass junge etiolirte Keimpflanzen, wenn man sie bei hinreichend hoher Temperatur beleuchtet, grün werden und dass die vorher gelb gefärbten Plasmapartien jetzt durch das Chlorophyll grün erscheinen.

Bei einer Prüfung der Angaben von Batalin (Bot. Ztg. 1871) über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Blätter machte ich im vorigen Herbst einige Wahrnehmungen über eine, wie es scheint, früher nicht beachtete Wirkung des Lichtes auf etiolirte Pflanzen, die ich hier kurz besprechen will.

Es kam für mich darauf an, etiolirte Keimpflanzen ab und zu für kurze Zeit (etwa eine Stunde) zu beleuchten und die so behandelten Exemplare mit anderen, die stets im Dunkeln standen, zu vergleichen. Die Temperatur war eine so niedrige, dass keine Chlorophyllbildung während der Insolation eintrat. Schon in den ersten Tagen fiel es mir auf, dass die Blätter der dem Lichte exponirten Pflanzen viel gelber aussahen, als die im Dunkeln gewachsenen. Ich richtete meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt und konnte bald feststellen, dass die Erscheinung eine ganz allgemeine ist.

Digitized by Google

Die Versuche wurden in folgender Weise gemacht. Von zwei Töpfen *A* und *B* mit gleich alten Keimpflanzen, deren Primordialblätter, resp. Cotyledonen genau dieselbe Farbe hatten, wurde *A* an einem Ostfenster dem diffusen Tageslichte ausgesetzt. An dasselbe Fenster wurde auch der Topf *B* gestellt, nachdem die darin wachsenden Pflanzen durch einen übergestülpten, schwarzen Pappecylinder in vollkommene Dunkelheit versetzt waren. Ein Thermometer war neben den freistehenden Pflanzen, ein anderes im Inneren des Cylinders aufgehängt; da es aber beim Verlauf der Untersuchung sich bald zeigte, dass die Temperatur im Innern des Cylinders höchstens um einige Grade, meist nur um Bruchtheile von Graden von der im Freien differirte, beobachtete ich später nur an dem ersten Thermometer.

Wenn bei einer derartigen Versuchseinrichtung die Pflanzen in dem Topf *A* irgend eine Verschiedenheit von denen im *B* zeigen, so muss diese eine Wirkung der Beleuchtung sein.

Ich benutzte Keimpflanzen von verschiedenen Arten: Phaseolus vulgaris, Ph. multiflorus, Cucurbita pepo, Helianthus annuus, Cynara scolymus, Avena sativa, Zea mays, Raphanus sativus, und bekam bei allen in der Hauptsache dieselben Resultate; die günstigsten Objecte waren jedoch die beiden Phaseoli und Cucurbita.

Es zeigte sich somit, dass die Primordialblätter, resp. Cotyledonen bei einer Temperatur, die lange nicht zur Chlorophyllbildung hinreicht, durch die Einwirkung des Lichtes eine eigenthümliche gelbe Färbung annehmen. Diese Farbe ist ein tief gesättigtes Gelb, zuweilen mit einem Stich in Orange, im Vergleich mit welchem die im Dunkeln gewachsenen Blätter viel heller, fast grünlichgelb aussehen. Zu diesen Versuchen muss man junge Keimpflanzen nehmen, denn die Farbenreaction tritt nicht mehr ein, wenn die Pflanzen ein gewisses Alter erreicht haben, in ähnlicher Weise wie sie mit zunehmendem Alter auch ihr Vermögen, Chlorophyll zu bilden, verlieren.

Es mögen einige Beispiele angeführt werden.

Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris, bei 9° dem diffusen Vormittagslichte am Ostfenster ausgesetzt, zeigten nach $1^1/_4$ Stunde einen deutlichen Farbenunterschied von den im Dunkeln stehenden Pflanzen.

Einige Keimlinge von Cucurbita pepo wurden dem directen Sonnenlichte bei einer Lufttemperatur von 10° exponirt. Nach einer Stunde waren die Cotyledonen prachtvoll gelb, fast orange gefärbt, die im Finstern gewachsenen sahen viel heller aus. — Keine Spur von Grünwerden war nach sechsstündiger Exposition merkbar.

Avenapflanzen wurden durch sechsstündige trübe Beleuchtung bei 2—4° viel gelber als vor dem Versuch.

Bei Cynara und Helianthus war die tiefgelbe Färbung merkbar nach sechsstündiger Exposition bei 6—10°.

Digitized by Google

Sehr schwach hatten sich die Cotyledonen von Raphanus gefärbt nach fünfstündiger Beleuchtung bei 4—6°.

Eine Zwiebel von Allium cepa hatte im Finstern mehrere, etwa 10 cm lange Blätter getrieben. Eines von diesen wurde abgeschnitten und im Dunkeln gehalten. Die übrigen wurden bei 4—9° im trüben Tageslichte exponirt. Als ich nach sechs Stunden nachsah, hatten diese Blätter eine viel intensivere gelbe Farbe als das abgeschnittene Blatt.

Versuche mit im Finstern getriebenen Blättern von Aesculus hippocastanum gaben dasselbe Resultat.

Es fragt sich nun, was die Ursache dieser gelben Färbung war. Die Vermuthung, dass sie von einer Wanderung der Etiolinkörner unter dem Einfluss des Lichtes herrühre, wird entkräftigt durch die Thatsache, dass diese tiefgelbe Färbung der Blätter im Dunkeln nicht verschwindet. Es sind dann wohl nur zwei Annahmen möglich, dass in den Blättern unter dem Einfluss des Lichtes entweder Etiolin neugebildet oder ein anderer Farbstoff erzeugt wird.

Die einzige Methode, die für die Entscheidung dieser Frage einige Sicherheit bot, war die spektroskopische Prüfung der Farbstofflösungen. Zu diesem Zwecke wurden größere Mengen von Haferkeimlingen cultivirt. Einige Töpfe mit solchen wurden bei 0—5° an das Ostfenster gestellt. Nach sechs Stunden hatten die Cotyledonen eine schöne gelbe Farbe: sie wurden sämmtlich abgeschnitten, mehrmals mit Wasser ausgekocht und getrocknet (*a*). In derselben Weise behandelte ich die Cotyledonen von anderen, gleichalten Keimpflanzen, die stets im Finstern gestanden hatten (*b*). Diese hatten auch im getrockneten Zustande eine viel hellere Farbe als jene. Von den trocknen Blättern wurden je 4 Decigramm abgewogen und daraus sämmtlicher Farbstoff mit Alkohol (98 %) extrahirt. Bei gleichen Volumina war die Lösung von *a* tiefer gelb, fast orange gefärbt, als die von *b*. Durch Concentration bekam aber die *b*-Lösung absolut dieselbe Farbe wie die andere [1]. Die Volumina der äusserst concentrirten Lösungen waren dann: von *a* 50 ccm, von *b* 27 ccm.

Bei der spektroskopischen Untersuchung, die mit Schichten von verschiedener Dicke vorgenommen wurde, erwiesen sich die beiden Flüssigkeiten als vollkommen identisch. Beide zeigten das für das Etiolin characteristische Spectrum [2]. Daraus geht also hervor, dass in den Blättern bei niedriger Temperatur und im Licht kein Farbstoff gebildet wird, der ein von dem des Etiolins verschiedenes Spectrum besitzt. Mehr als wahrscheinlich war es also, dass eine Neubildung von Etiolin stattfindet, wie schon die oben angeführten Volumina vermuthen lassen, denn es leuchtet

1) Über die Vergleichung der Farbe von zwei Etiolinlösungen siehe Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls, pag. 30.

2) Pringsheim. Untersuchungen über das Chlorophyll. Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1874.

Digitized by Google

ja ein, dass 50 ccm mehr Farbstoff enthalten als 27 ccm, wenn die Färbung und folglich auch die Concentration annähernd dieselbe ist. Dass es in der That so ist, fand ich bei folgenden genauen Versuchen bestätigt.

Es ist zwar keine Methode für die quantitative Bestimmung des Etiolins bekannt, aber annähernd kann man doch die in einer Pflanze enthaltene Menge mit der in einer anderen vorkommenden vergleichen, wenn man den Farbstoff von beiden mit Alkohol extrahirt und die Volumina der gleichfarbigen Lösungen misst. Eine Pflanze, die viel Etiolin enthält, muss mehr Lösung liefern als eine, die daran ärmer ist.

Eine größere Menge gleichalter Keimlinge von Phaseolus vulgaris wurden in zwei Reihen getheilt. Die Pflanzen der einen Reihe (*a*) standen stets im Finstern bei einer Zimmertemperatur von etwa 15°. Die anderen (*b*) wurden während einer Woche etwa sechs Stunden täglich dem diffusen und trüben Tageslichte (im December) vor einem Ostfenster ausgesetzt. Die Temperatur während der Beleuchtung betrug im Durchschnitt 6—8°, nie war sie höher als 11°. In den Zeiten zwischen den Insolationen standen die Pflanzen im Dunkeln neben denen der ersten Reihe. Nach dem Verlauf der angegebenen Zeit wurden von jeder Reihe 34 Primordialblätter abgeschnitten, mit Wasser ausgekocht und getrocknet. Die lufttrocknen Blätter wogen: von *a* 0,104 g, von *b* 0,117 g. Jene lieferten 12 ccm, diese 28 ccm Lösung von derselben hellgelben Farbe. Die Spectra der beiden Lösungen waren vollkommen identisch.

In ähnlicher Weise wurde gleichzeitig ein Versuch mit Phaseolus multiflorus gemacht. Von je 0,25 g getrockneter Blattsubstanz erhielt ich von *a* 38 ccm, von *b* 78 ccm Etiolinlösung.

Vierundzwanzig Cotyledonen von Cucurbita pepo (Gewicht 8,07 Gr. lieferten, nach sechsstündiger Beleuchtung im diffusen Lichte am Südfenster bei 3—8°, 79 ccm Etiolinlösung, während ich von ebensovielen im Dunkeln gestandenen Cotyledonen derselben Aussaat (Gewicht 8,85 g) nur 46 ccm bekam.

Haferkeimlinge wurden bei trübem Wetter und einer Temperatur von 2—4° exponirt. Nach sechs Stunden wurden von jenen und von anderen im Dunkeln gewachsenen gleichalten Pflanzen eine gleiche Menge Keimlinge von demselben Entwicklungsstadium äußerst genau ausgewählt und in angegebener Weise behandelt. Jene lieferten 79 ccm, diese 46 ccm Etiolinlösung.

Durch diese Versuche scheint es mir bewiesen, dass in Blättern von etiolirten Keimlingen und Sprossen, vorausgesetzt dass sie nicht zu alt sind, bei einer Temperatur, die nicht zur Chlorophyllbildung hinreicht, unter der Einwirkung der Lichtstrahlen Etiolin gebildet wird.

Aus den angegebenen Gradzahlen geht hervor, dass die Reaction noch ganz in der Nähe der unteren Temperaturgrenze der Vegetation stattfindet. Dass hierbei auch die Intensität des Lichtes von Bedeutung ist, kann man

Digitized by Google

wohl a priori annehmen. Genaue Versuche habe ich darüber nicht vorgenommen, doch die folgende Beobachtung will ich erwähnen.

Ich hatte einige Cucurbitapflanzen bei sehr trübem Wetter an ein Nordfenster, wo die Temperatur 12—15° war, gestellt. Aber nach fünf Stunden war keine Farbenveränderung merkbar. Am folgenden Tage stellte ich die Pflanzen ins Freie vor ein Südfenster, wo sie ab und zu von directem Sonnenlichte getroffen wurden, die Temperatur war 8—14°. Jetzt waren die Blätter nach fünf Stunden prachtvoll gelb gefärbt.

Ich suchte weiter zu ermitteln, welche Lichtstrahlen bei diesem Process die wirksamen sind, ob die stärker oder die schwächer brechbaren Strahlen des Spectrums. Die Versuche wurden in ähnlicher Weise wie vorher angestellt, nur mit der Abänderung, dass ich die Pflanzen nicht ins Freie, dem Tageslichte ausgesetzt, stellte, sondern in zwei geräumige Kästen von Eisenblech, an denen die Vorderwand durch eine mit farbiger Flüssigkeit gefüllte Glascuvette ersetzt war. In dem einen Kasten bekamen die Pflanzen Licht, welches durch eine Lösung von Kaliumbichromat gegangen war und, wie die spektroskopische Prüfung zeigte, nur die rothen, orangen, gelben und einige grüne Strahlen des Spectrums enthielt. In die Cuvette des anderen Kastens war eine Lösung von Kupferoxydammoniak eingefüllt, welche nur die violetten, blauen und einige grüne Strahlen durchließ. In jenem Kasten waren also die Pflanzen den schwächer, in diesem den stärker brechbaren Strahlen ausgesetzt.

Es zeigte sich, dass nur die schwächer brechbaren Lichtstrahlen im Stande sind, die erwähnte gelbe Färbung hervorzurufen. So waren z. B. an einigen Pflanzen von Phaseolus vulgaris nach vierstündiger Beleuchtung in roth-gelbem Lichte bei 5—6° die Blätter viel tiefer gefärbt, als vor dem Versuche, während diejenigen Pflanzen derselben Aussaat, welche gleichzeitig und bei derselben Temperatur dem blau-violetten Lichte ausgesetzt waren, absolut keine Farbenverschiedenheit von den im Dunkeln gewachsenen zeigten.

Dass im blauen und violetten Lichte absolut keine Bildung von Etiolin stattfindet, kann natürlich nicht behauptet werden; dafür ist die Untersuchungsmethode zu grob. Wohl aber geht aus den Versuchen mit Sicherheit hervor, dass die schwächer brechbaren Strahlen bei der Etiolinbildung bei weitem wirksamer sind als die stärker brechbaren, wie es ja auch bei anderen, vom Licht abhängigen chemischen Processen in der Pflanze der Fall ist.

Helsingfors, October 1879.

Digitized by Google

XX.

Über die Beziehungen der intramolecularen zur normalen Athmung der Pflanzen[1]).

Von

Julius Wortmann.

Die Thatsache, dass die Pflanze ebenso wie das Thier den Sauerstoff aus der sie umgebenden Luft in ihre Gewebe aufnimmt und dafür Kohlensäure der Atmosphäre zurückgibt, mit anderen Worten, dass die Pflanze athmet, muss als eine der neueren Entdeckungen der Pflanzen-Physiologie angesehen werden.

Malpighi und Hales erkannten zwar, dass zwischen der Pflanze und der atmosphärischen Luft ein Gasaustausch vor sich gehen müsse, indem sie constatirten, dass in den Blättern die Nahrung der Pflanze bereitet würde, auch fand Priestley, dass die Pflanzen die durch thierische Athmung verdorbene Luft wieder reinigen konnten, allein der directe experimentelle Nachweis gerade für die Athmung der Pflanzen wurde erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts durch Ingenhouss[2]) auf qualitativem Wege, später 1804 durch die einfachen, aber unübertrefflichen Experimente Th. de Saussure's auch quantitativ gebracht.

Indem Ingenhouss seine Versuche mit verschiedenen Pflanzentheilen anstellte, fand er sehr bald, dass nicht alle die Luft verbesserten, also Sauerstoff ausschieden, sondern er überzeugte sich, dass nur den Blättern, überhaupt nur den grün gefärbten Organen jene Fähigkeit inne wohnt. Weiter fand er, dass dieser Process nur dann vor sich geht, wenn jene grünen Pflanzentheile von hinreichend intensivem Licht getroffen werden. In der Finsterniss oder auch schon im Schatten verhielten sie sich ebenso wie alle anderen Pflanzentheile, von denen er constatirte, dass sie in analoger Weise wie das Thier stets den Sauerstoffgehalt der Luft verringern, den Gehalt an Kohlensäure aber vermehren. Ingenhouss hat also schon jene beiden vollständig von einander unabhängigen Processe der Assimila-

---

1) Als Dissertation der philosophischen Facultät in Würzburg vorgelegt 1879.

2) Ingenhouss, Über die Ernährung und Fruchtbarkeit des Bodens. 1796.

Digitized by Google

tion und der Athmung unterschieden, daher gebührt ihm auch das Verdienst, der Begründer der Athmungslehre zu sein.

Eine wirkliche Einsicht jedoch in die Natur dieser Thatsachen gewann man durch die von Saussure angestellten zahlreichen quantitativen Untersuchungen, welche er in den im Jahre 1804 erschienenen: »recherches chimiques sur la végétation« veröffentlichte.

Durch genaue Vergleichung der Menge des eingeathmeten Sauerstoffs mit der in gleicher Zeit ausgeschiedenen Kohlensäure gelangte Saussure zu dem Resultate, dass jene Mengen gleich sind, dass also für ein Volumen aufgenommenen Sauerstoffs ein gleiches Volumen Kohlensäure von der Pflanze zurückgegeben wird[1]. Ferner zeigte er, dass bei Abwesenheit von Sauerstoff das Wachsthum überall, auch bei Keimpflanzen, sofort sistirt wird.

Saussure ging noch weiter und wies nach, dass die Energie der Athmung in engster Beziehung zur Wachsthumsenergie stände; er zeigte, dass in rasch sich entfaltenden Pflanzentheilen, in Knospen, Blüten u. s. w., der Athmungsprocess viel energischer ist als in langsam wachsenden oder schon ausgewachsenen Organen.

Aus der von Lavoisier gemachten Entdeckung, dass im thierischen Organismus durch Vereinigung von Sauerstoff und Kohlenstoff zu Kohlensäure die thierische Eigenwärme erzeugt wird, schloss Saussure, dass demnach bei der Athmung in der Pflanze ebenfalls Wärme entstehen müsse. Durch im Jahre 1822 mit aufbrechenden Blüten angestellte Untersuchungen gelangte Saussure denn auch zu dem Resultate, dass die Erwärmung der Blüten als infolge der Athmung entstanden angesehen werden müsse.

Hiermit war also die Eigenwärme der Pflanzen erkannt und nachgewiesen, und dadurch auch in Bezug auf die Athmung der bis dahin noch bestandene Gegensatz zwischen Pflanze und Thier vollständig aufgehoben.

Hätte Saussure die ganze aus seinen Versuchen sich ergebende Theorie der Athmung zusammenhängend ausgesprochen, so würde wahrscheinlich die gesammte Lehre von der Ernährung der Pflanzen nicht so ins Stocken gerathen sein, wie es thatsächlich während des Zeitraums der darauf folgenden 30 Jahre der Fall war, indem man nicht allein die Versuche Saussure's nicht zu würdigen wusste, sondern immer wieder darauf zurückkam, jene Vorgänge als Wirkungen der sogenannten Lebenskraft aufzufassen.

Es war Dutrochet vorbehalten, durch seine im Jahre 1873 angestellten Versuche theils die von Saussure aufgefundenen Thatsachen zu bestätigen, theils neues Licht in die bis dahin allgemein noch nicht verstandenen

---

1) Fetthaltige Samen verhalten sich in dieser Beziehung anders. Saussure zeigte, dass dieselben eine geringere Quantität Kohlensäure ausathmen, als der des eingeathmeten Sauerstoffs entspricht.

Digitized by Google

Athmungsvorgänge zu bringen. Obwohl SAUSSURE die Eigenwärme der Pflanzen entdeckt hatte, hatte man dennoch kein großes Gewicht hierauf gelegt, weil man vergeblich versucht hatte, außer in Blüten irgend eine Temperaturerhöhung in einem Pflanzengewebe, z. B. in einem Stengel, in einer Wurzel etc. nachzuweisen.

DUTROCHET fand jedoch mit Hülfe des von ihm angewendeten thermoelectrischen Apparates, dass alle wachsenden Pflanzentheile Wärme, wenn auch nur in geringeren Quantitäten, erzeugen. Sein Verdienst ist es auch, den Gegensatz zwischen Assimilation und Athmung scharf hervorgehoben zu haben, indem er die vollständige Unabhängigkeit dieser beiden nebeneinander verlaufenden Processe nachwies.

Von einigem Nachtheil für die Entwickelung der Athmungslehre aber war jetzt die von LIEBIG [1]) aufgestellte Behauptung, die Pflanze athme überhaupt nicht. Zu dieser Negation der Athmung gelangte LIEBIG durch die Vorstellung, dass die von den Blättern an die atmosphärische Luft abgegebene Kohlensäure vorher in dem in den Geweben sich befindenden Wasser gelöst gewesen und durch die Verdunstung desselben erst an die Atmosphäre gelangt sei. Demnach wurde nach ihm diese Kohlensäure nicht in der Pflanze erzeugt, sondern sie entstammte dem Boden, in welchem sie durch das von den Wurzeln aufgenommene Wasser gelöst und so den Blättern zugeführt werden sollte. Diese, den schon früher gemachten Beobachtungen widersprechende Ansicht LIEBIG's wurde von GARREAU [2]) vollständig beseitigt, welcher durch zahlreich angestellte Versuche aufs Neue die schon von INGENHOUSS und seinen Nachfolgern aufgefundenen Thatsachen begründete.

Trotzdem die Vorgänge der Assimilation und der Athmung soweit erfolgt waren, war es den meisten Pflanzen-Physiologen immer noch nicht möglich, beide Processe von einander getrennt aufzufassen. Die Gesammtwirkung beider Processe unterschied man als Tages- und Nachtathmung, wodurch man bezeichnen wollte, dass die mit grünen Blättern versehene Pflanze am Tage Kohlensäure ein- und Sauerstoff ausathmete, dass in der Nacht dagegen ein umgekehrter Process vor sich ginge. Die wichtige Thatsache, dass jene sogenannte Nachtathmung auch am Tage stattfindet, aber nur von der Assimilation (der Tagesathmung) verdeckt wird, wurde gar nicht weiter beachtet.

Auch GARREAU's Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse schlug nicht durch, und erst seit dem Erscheinen der Experimental-Physiologie von SACHS, wo alle die Athmung betreffenden Thatsachen bis 1865 zusammengestellt und theoretisch verwerthet wurden, konnte die wahre Athmung

---

1) LIEBIG, Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 1842. IV. Aufl. pag. 29.

2) GARREAU, Ann. des sc. nat. 1851.

Digitized by Google

der Pflanzen wieder als ein wohlbegründeter Theil der Pflanzen-Physiologie gelten.

Den ganzen Athmungsprocess, den Vorgang, durch welchen von der lebenden Pflanze, der lebenden Zelle, stets Sauerstoff aufgenommen und dafür ein gleiches Volumen Kohlensäure der Atmosphäre zurückgegeben wurde, fasste man als eine vollständige Oxydation auf und erklärte ihn auf folgende Weise: Indem der durch die Zellhaut diffundirte Sauerstoff der atmosphärischen Luft einen Bestandtheil der Zelle, also etwa ein Zuckermolecül trifft, verbrennt er dasselbe vollständig zu Kohlensäure und Wasser.

Der chemische Process, wie man ihn sich abspielen dachte, würde z. B. durch folgende Formel ausgedrückt werden können:

$$C_6H_{12}O_6 + 12O = 6CO_2 + 6H_2O.$$

Die ausgeschiedenen 12 Volumina Kohlensäure entweichen in die umgebende Luft und nehmen dort den Platz der 12 verbrauchten Sauerstoffvolumina ein.

Durch den Athmungsprocess ist also nothwendigerweise für die Pflanze ein Substanzverlust bedingt, der aber durch die assimilirende Thätigkeit stets wieder ersetzt wird, während derselbe allerdings bei im Finstern keimenden Samen und wachsenden Pflanzen bis zur Hälfte des ursprünglichen Trockengewichtes anwachsen kann.

Wird die lebende Pflanze oder Zelle der Einwirkung des Sauerstoffs entzogen, so hören alle sichtbaren Bewegungen derselben auf; jede Empfindlichkeit für Reiz geht verloren, die Strömungen des Protoplasmas werden sistirt. Doch tritt nicht augenblicklicher Tod ein, sondern die Pflanze hat die Fähigkeit, einige Zeit lang, unter Umständen sogar Wochen lang, in einer sauerstofffreien Luft existiren zu können, ohne ihr Verweilen darin mit dem Leben zu büssen. Bei erneuerter Zufuhr von Sauerstoff erwachen die eingeschlummerten Thätigkeiten wieder, die reizbaren Organe erlangen von Neuem ihre Empfindlichkeit, das Protoplasma setzt sich nach und nach wieder in Bewegung, überhaupt alle Organe functioniren wieder wie zuvor.

Hier würde nun allerdings die Vermuthung gerechtfertigt erscheinen, dass während dieses bei Abwesenheit von Sauerstoff entstandenen Starrezustandes, während dieses gewissermaßen eingetretenen Scheintodes der Pflanze, jeglicher Gasaustausch zwischen ihr und der sie umgebenden Luft unterdrückt würde, vor allen Dingen aber, dass keine Bildung von Kohlensäure stattfände, da ja die durch den Athmungsprocess unterhaltene Oxydation vernichtet ist.

Allein Pflüger[1]) wies im Jahre 1875 nach, dass vom lebenden Organismus trotz der Abwesenheit von Sauerstoff dennoch einige Zeit lang Gas, und zwar Kohlensäure ausgeschieden würde. Sein Versuchsobject bestand

1) Pflüger, Archiv für Physiologie. 1875. Bd. 10.

Digitized by Google

in einem Frosche, der unter einer mit Quecksilber abgesperrten Glasglocke in vollständig sauerstofffrei gemachter atmosphärischer Luft ungefähr 11 Stunden lang noch am Leben blieb und während dieser Zeit Kohlensäure abgab, welche also ohne Vermittlung des atmosphärischen Sauerstoffs entstanden sein musste. Diesen Vorgang der Kohlensäureabgabe bei Abschluss von Sauerstoff bezeichnete Pflüger mit dem Ausdrucke der »intramolecularen Athmung«.

Schon vorher war jener Vorgang der Kohlensäureausscheidung bei Abwesenheit von Sauerstoff im Würzburger bot. Institute als auch bei Pflanzen vor sich gehend aufgefunden worden. Pfeffer [1]) beobachtete nämlich, dass von Pflanzentheilen, welche sich in reinem Wasserstoffgase aufhielten, Kohlensäure fortdauernd abgegeben wurde. Ferner entdeckte man ebendaselbst, dass reife Früchte, z. B. Weinbeeren, welche man in einem ganz mit Quecksilber gefüllten Reagensgläschen hatte aufsteigen lassen, nach und nach Gas ausschieden, welches als Kohlensäure erkannt wurde. Diese Thatsache wurde an verschiedenen Früchten constatirt.

Das Wesen dieser intramolecularen Vorgänge wurde indessen von verschiedenen Forschern ganz verschieden aufgefasst und gedeutet. So sieht Borodin die intramoleculare Athmung als in gar keinem oder doch nur sehr geringem Zusammenhange mit der normalen Athmung stehend an. Pag. 7 seiner Abhandlung [2]) sagt er z. B.: »Dès que la combustion interne entre en jeu, le développement des organs de la plante s'arrête tout court et ne recommence qu'aux dépens de l'oxygène libre. Donc le phénomène de combustion interne ne peut être envisagé que comme un signe d'altération de plus en plus prononcée«. Und weiter: »En tout cas la combustion interne et la respiration normale sont deux phénomènes parfaitement distincts, n'offrant qu'une faible analogie entre eux«.

Borodin nennt jenen erwähnten Vorgang also nicht »Athmung«, sondern er bezeichnet ihn als »innere Verbrennung«.

Pfeffer [3]) dagegen misst der intramolecularen Athmung eine bei Weitem größere Bedeutung in Bezug auf die normale Athmung bei; er betrachtet sie grade als in engstem Zusammenhange mit der normalen Athmung stehend und sucht in ihr die Ursache, durch welche die Sauerstoffathmung ins Leben gerufen wird.

Diese verschiedenen Auffassungen über die Bedeutung der intramolecularen Athmung, als auch der Mangel hinreichenden empirischen Beweismaterials, ausreichender experimenteller Untersuchungen für die Richtigkeit der einen oder der anderen Erklärung waren es, welche mich veran-

---

1) Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg. 1871. Bd. I.

2) Borodin, Sur la respiration des plantes pendant leur germination. (Communication préliminaire.)

3) Pfeffer, Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Separat-Abdruck aus: Landwirthschaftliche Jahrbücher. 1878.

Digitized by Google

lassten, einige neue Versuche über die Erscheinungen der Athmung, besonders über die der intramolecularen Athmung anzustellen. Die nachfolgend mitgetheilten Untersuchungen führte ich im Winter 1879 im bot. physiologischen Institute zu Würzburg aus.

Da die Jahreszeit es nicht erlaubte, mit Blatt- oder Blütenknospen, rasch wachsenden Internodien etc. zu operiren, so bediente ich mich für meine Versuche fast ausschließlich keimender Samen von Phaseolus multiflorus, Phaseolus vulgaris und Vicia Faba. Es wurden nur ausgelesene, gute Samen verwendet. Dieselben wurden jedesmal gut gewaschen, blieben darauf 24 Stunden lang in Wasser liegen und wurden so vollständig imbibirt in Töpfe mit feuchtem Sägemehl gebracht. Die Töpfe befanden sich in einem aus Zink verfertigten, geräumigen Wärmkasten, in welchem durch oft wiederholtes Einbringen von heissem Wasser eine während des Tages und während der Nacht ziemlich constant erhaltene Temperatur von ungefähr 20° C. herrschte.

Da es für mich zunächst darauf ankam, die in Betreff der intramolecularen Athmung anderweitig schon gemachten Versuche durch eigene zu prüfen, so mussten mithin folgende Fragen erledigt werden:

1. Wird durch Abschluss von Sauerstoff das Leben der Pflanze vernichtet?

2. Ist die durch intramoleculare Athmung bedingte Kohlensäureausscheidung an die lebende Zelle gebunden?

3. Wird, nachdem sämmtlicher Sauerstoff eines abgeschlossenen Luftvolumens verbraucht ist, ausser Kohlensäure noch ein anderes Gas ausgeschieden?

4. Findet die Kohlensäureausscheidung nur in wachsenden Organen statt, und wenn nicht, wird von einem im Wachsthum begriffenen Pflanzentheil in derselben Zeit mehr Kohlensäure entbunden als von einem bereits ausgewachsenen?

5. Findet bei Sauerstoffabschluss Wachsthum statt?

Zur Erledigung der ersten Frage brachte ich die aus dem Sägemehl genommenen, abermals gewaschenen, keimenden Samen in lange, 100 ccm fassende Absorptionsröhren, in deren unteres offenes Ende Quecksilber, das von einer 2—3 mm hohen Wasserschicht bedeckt war, ungefähr 20 bis 30 mm weit hineinragte. Durch ein in die Röhre geschobenes Korkstückchen wurden die Samen von der Berührung mit dem Quecksilber abgehalten. Die auf dem Quecksilber liegende Wasserschicht diente einerseits dazu, die Samen vor den sonst sich entwickelnden Quecksilberdämpfen zu schützen, andrerseits aber wurde die eingeschlossene Luft stets feucht erhalten. Die Samen verweilten nun mehrere Tage lang in dieser abgesperrten Luft und zwar stets so lange, bis eine deutliche Volumenzunahme (von 20—25 mm), dem entsprechend ein Sinken des Quecksilbers stattgefunden hatte. Man war also jetzt sicher, dass sämmtlicher vorher in der

Digitized by Google

Luft enthalten gewesener Sauerstoff vollständig verbraucht war. Wurden die Samen jetzt herausgenommen und wieder in feuchtes Sägemehl gebracht, so keimten fast alle, bis auf wenige Ausnahmen, weiter.

Für die Versuche, welche über die zweite Frage entscheiden sollten, ob also die getödtete Zelle im Stande ist, analog der lebenden bei Abwesenheit von Sauerstoff noch Kohlensäure auszuscheiden, wurden die auf obige Weise behandelten Samen ungefähr 25 Minuten in Wasser getaucht, welches eine Temperatur von 75° R. besass, so dass man vollständig sicher war, dass das Leben in ihnen erloschen sei. Um durch nachherige Berührung mit der atmosphärischen Luft die Ansiedelung von Bacterien auf den Samen zu vermeiden, so wurden dieselben in noch ganz heißem Zustande schnell unter Quecksilber und von da aus ins Vacuum gebracht.

Dieses stellte ich mir auf folgende Weise her: Eine etwa 95 bis 100 cm lange, 1,5 cm weite, an dem einen Ende zugeschmolzene, ziemlich starkwandige Glasröhre wurde mit gereinigtem, ganz trockenem Quecksilber gefüllt und umgekehrt in ein weites, flaches, theilweise ebenfalls mit Quecksilber angefülltes Glasgefäß gestellt. Der auf diese Weise construirte Apparat war also ein Barometer mit ziemlich großer Torricelli'scher Leere. Um bei der Füllung der Barometerröhre das Adhäriren von Luftblasen an den Wänden derselben zu verhindern, ließ ich das Quecksilber durch einen mit ziemlich feiner Spitze endigenden Trichter und von hier aus durch eine dünne Glasröhre, welche bis auf den Boden der Barometerröhre reichte, laufen. Durch diese Manipulation war das Quecksilber gezwungen, nur ganz allmählich bis zum oberen Rande der Röhre zu steigen [1].

Brachte ich die getödteten Samen schnell, in noch ganz heißem Zustande, so dass sie mit der atmosphärischen Luft nur ganz kurze Zeit in Contact gewesen waren, ins Vacuum, so konnte ich nicht die geringste Ausscheidung von Kohlensäure beobachten, während ebenfalls getödtete Samen, die aber einige Zeit an der Luft verweilt hatten, in einem zweiten Vacuum in derselben Zeit ziemliche Quantitäten von Kohlensäure producirten. Bei nachheriger mikroskopischer Untersuchung dieser Samen aber stellte sich heraus, dass auf ihnen zahlreiche Bacterien sich angesiedelt hatten, die gebildete Kohlensäure also kein Product der intramolecularen Athmung war.

Diese Versuche zeigen mithin, dass die molecularen Umlagerungen in der Zelle, als deren äußeres wahrnehmbares Zeichen eben die Kohlensäure auftritt, streng an den lebenden Organismus gebunden sind.

---

1) Bemerken will ich noch, dass nach beendigtem Versuche das ganze Quecksilber jedesmal von Neuem gereinigt und getrocknet wurde. Die Reinigung geschah in der Weise, dass man das Quecksilber in sehr dünnen, feinen Strahlen durch eine lange Glasröhre, ein Gemisch von Alkohol mit sehr verdünnter Salpetersäure enthaltend, laufen ließ. Hierauf wurde dasselbe auf ein fein durchlöchertes Filter gebracht, von wo aus es durch eine lange, heiße Glasröhre in ein untergestelltes trocknes Glasgefäß tropfte.

Digitized by Google

Behufs qualitativer Untersuchung des durch den intramolecularen Athmungsprocess ausgeschiedenen Gases ließ ich Keimpflanzen sowohl von Vicia Faba als auch von Phaseolus multiflorus in ganz mit Quecksilber gefüllten, graduirten, mit der Mündung unter Quecksilber sich befindenden Reagenscylindern aufsteigen. Nach 2 bis 3 Tagen war jedesmal ein ziemliches Gasvolumen ausgeschieden worden, welches aber von in geringer Menge eingebrachter, stark concentrirter Kalilösung vollständig absorbirt wurde, sich demnach als nur aus Kohlensäure bestehend erwies. Diese Versuche wurden im Vacuum wiederholt; allein auch hier war es mir unmöglich, selbst bei längerer Versuchsdauer und unter Anwendung größerer Quantitäten von Samen, irgend ein anderes Gas nachzuweisen als Kohlensäure. Ich lasse es jedoch dahingestellt, ob nicht bei verschiedenen anderen Versuchsobjecten dennoch geringe Quantitäten von Alcohol nachzuweisen sind. Jedenfalls aber treten andere gasförmige Producte bei Keimpflanzen nicht auf, und ich habe infolge dessen die bei den Versuchen ausgeschiedenen Gasmengen immer als reine Kohlensäure betrachtet.

Da der normale Athmungsprocess in den im Wachsthum begriffenen oder sich entfaltenden Organen energischer ist als in den bereits ausgewachsenen, so lag es nahe, diese Organe auch hinsichtlich ihres Verhaltens bei Sauerstoffabschluss zu untersuchen.

Zu diesem Zwecke ließ ich Samen verschieden lange Zeit keimen, bis sich in der Länge ihrer Keimwurzeln eine ziemliche Differenz bemerkbar machte. Diese Samen wurden nun ihrer Samenschale entkleidet, und darauf die Cotyledonen mittelst eines scharfen Messers vorsichtig von den Keimen abgelöst. Diejenigen Keime, welche in der Länge ihrer Keimwurzeln übereinstimmten, wurden immer in gleicher Anzahl zusammengebracht. Nachdem sowohl das Gewicht der Samenschalen, als auch das der Cotyledonen und Keime ermittelt war, wurden sie in die schon beschriebenen Absorptionsröhren gebracht. Für die genaue Temperaturablesung hing an jeder Absorptionsröhre ein Thermometer, welches noch Zehntel-Grade abzulesen gestattete.

Die Pflanzen blieben nun gleiche Zeit, etwa 2, 3 oder 4 Tage lang, in dem abgeschlossenen Luftvolumen, bis ein guter Überschuss an Kohlensäure producirt war, welche nun mittelst eingebrachter concentrirter Kalilösung absorbirt wurde. Die Differenz der Volumina [1]) vor und nach der Absorption bezeichnete die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure, welche aber noch um das Volumen der für eingeathmeten Sauerstoff in gleichem Verhältniss ausgeathmeten Kohlensäure vermindert werden musste, um nur die durch intramoleculare Athmung entstandene Kohlensäuremenge zu ergeben.

---

1) Die Volumina wurden natürlich immer auf dieselbe Temperatur und gleichen Barometerstand reducirt. (Siehe pag. 510.)

Eine Reihe von Versuchen dieser Art wurde auch im Vacuum angestellt, wo natürlich die Volumvermehrung direct die Menge der intramolecular erzeugten Kohlensäure angab.

Ich will hier auf die Art und Weise, wie die in den Absorptionsröhren und der Barometerröhre eingeschlossenen Gasvolumina abgelesen und berechnet wurden, nicht näher eingehen, da ich hierauf später, wo es sich um die Vergleichung der durch normale und intramoleculare Athmung ausgeschiedenen Kohlensäuremengen handelt, noch ausführlich zurückkommen muss. Zur Übersicht führe ich hier nur einige der erhaltenen Resultate an:

	Anzahl der Samen und Keime.	Gewicht in Gramm.	Versuchsdauer in Stunden.	Ausgeschied. CO_2 in ccm.	Ausgeschied. CO_2 von 1 Gr. in 24 St.	Länge der Keimwurzeln in mm.
Cotyledonen von Vicia Faba	8	2,92	24	2,98	1,02	100
Cotyledonen von Vicia Faba	10	2,86	24	3,08	1,07	5
Cotyledonen von Phaseolus multiflorus	12	11,9	24	13,19	1,1	5
Keime von Phaseolus multiflorus	2	0,44	24	0,55	1,25	25
Keime von Phaseolus multiflorus	1	0,51	24	0,629	1,23	70
Keime von Phaseolus multiflorus	5	1,72	48	4,18	1,2	40

Aus obiger Tabelle ersieht man zwar, dass die Keime (also die wachsenden Organe) verhältnissmäßig mehr Kohlensäure auszuscheiden im Stande sind als die Cotyledonen (die ausgewachsenen Organe), doch macht sich nur eine geringe Differenz bemerkbar[1]. Ich habe daher später mit aufbrechenden Compositenblüten, bei denen also der normale Athmungsprocess energischer war, Versuche angestellt und gefunden, dass bei denselben die durch intramoleculare Athmung erzeugte Kohlensäurequantität in gleicher Proportion zunimmt. Blütenköpfe von Doronicum caucasicum lieferten bei normaler Athmung in 24 Stunden pro Gramm 4,08 ccm Kohlensäure, während gleiche Mengen in derselben Zeit bei Sauerstoff-Abwesenheit 3,38 ccm producirten. In raschem Wachsthum begriffene Stengeltheile von Paeonia peregrina verhielten sich ebenso.

Bei den Samenschalen gelang es mir niemals, irgend eine Spur von ausgeschiedener Kohlensäure nachzuweisen, so dass dieselben als vollständig inactiv betrachtet werden mussten. Ich habe daher späterhin sämmtliche für die Versuche hergerichteten Samen ihrer Schale entkleidet.

1) Da die Zimmertemperatur am Tage nur 16—18° betrug, in der Nacht aber noch niedriger war, so war offenbar das Wachsthum der Keimwurzeln vorher nicht energisch genug gewesen.

Digitized by Google

Um über die Thätigkeit des Wachsthums im sauerstofffreien Raume zu entscheiden, wurden sowohl eben in Keimung begriffene Samen, deren Keimwurzel also höchstens 5 mm lang war, als auch solche mit schon 60 bis 100 mm langer Keimwurzel verwendet. Auf den längeren Keimwurzeln wurden mittelst chinesischer Tusche Marken von 5 zu 5 mm aufgetragen. Die Zeitdauer der Versuche war eine verschieden lange: es ist mir indessen niemals gelungen, auch nur das geringste Wachsthum constatiren zu können. Auch habe ich verschiedene Male beobachtet, dass auf zufällig in horizontaler Lage sich befindende Keimwurzeln der Geotropismus durchaus keinen Einfluss geltend machte, was doch offenbar bei erfolgtem Wachsthum der Fall gewesen wäre. Dieselben negativen Resultate erhielt ich später bei Anwendung von Stengeltheilen. Während z. B. ein 5 cm langes Stück eines Stengels von Paeonia peregrina in gewöhnlicher atmosphärischer Luft sich in 24 Stunden um 0,83 cm verlängerte, hatten während dieser Zeit im Vacuum sich befindende, ebenso lange Stengel derselben Pflanze die ursprüngliche Länge nicht um das Geringste überschritten. Zu Hilfe genommene Stengel von Isatis tinctoria zeigten dasselbe Verhalten.

Wenn man eine Anzahl Samen, Stengel, Wurzeln, Früchte etc. in gewöhnlicher atmosphärischer Luft athmen lässt, eine andere Anzahl aber bei Abschluss von Sauerstoff eine gleich lange Zeit, etwa 24 oder 48 Stunden, sich überlässt, so beobachtet man, dass diejenigen Pflanzentheile, denen der Zutritt von Sauerstoff gestattet war, ein größeres Volumen Kohlensäure producirt haben. Ich habe diese Versuche mehrfach nachgemacht, bin aber immer zu denselben Resultaten gelangt. Als ich jedoch die in ganz kurzen Zeiträumen — nach der ersten, zweiten und dritten Stunde — ausgeschiedenen Kohlensäuremengen mit einander verglich, so fand ich jedesmal, »dass das in dieser Zeit durch intramoleculare Athmung ausgeschiedene Kohlensäurevolumen dem durch normale Athmung erzeugten gleich ist«.

Da durch dieses aufgefundene Gesetz, wie wir später sehen werden, der Athmungsvorgang von einem anderen Gesichtspunkte aus aufgefasst werden kann, so will ich die Versuche, durch welche ich zu demselben gelangte, hier ganz ausführlich mittheilen.

Die Keimpflanzen, denen der Zutritt von Sauerstoff nicht gestattet werden sollte, brachte ich stets in das Vacuum. Dies hatte, außer dass die intramoleculare Thätigkeit sofort ungetrübt und ganz allein zum Vorschein kam, noch den großen Vortheil, dass die gebildete Kohlensäure sich in einem bedeutend größeren Raume verbreiten konnte, als es im lufterfüllten Raume der Fall gewesen sein würde. Hierdurch aber waren die Ablesungsfehler auf ein Minimum beschränkt.

Nachdem die Samen abgeschält, mit Fließpapier getrocknet und gewogen waren, ließ ich dieselben in dem Quecksilber der Barometerröhre einzeln nach einander aufsteigen. Um sie während der Versuchsdauer

Digitized by Google

immer feucht zu erhalten, ließ ich ein mit ausgekochtem, luftfreiem Wasser durchtränktes Fließpapierkügelchen ebenfalls mit aufsteigen. Da die zu den Versuchen dienenden Barometerröhren nicht calibrirt waren, so wurde nun der obere Stand des Quecksilbers in der Röhre durch eine in derselben Höhe angebrachte Papiermarke fixirt. Der untere Stand des Quecksilbers, also die Stelle, an welcher die Barometerröhre das in dem untergestellten Glasgefäß befindliche Quecksilber berührte, wurde ebenfalls durch eine Papiermarke bezeichnet[1].

Sowie nach dem Einbringen der Samen das Quecksilber in der Röhre zur Ruhe gekommen war, wurden die Marken angeklebt, Zeit, Temperatur und Barometerstand bestimmt. Sollte ein Versuch beendigt werden, so wurde der nunmehrige obere Stand des Quecksilbers markirt und abermals Zeit, Temperatur und Barometerstand abgelesen. Die fixirten Quecksilberhöhen wurden sodann gemessen und die ihnen correspondirenden Volumina ermittelt. Letzteres geschah, indem man aus einer Bürette Quecksilber bis zu den die verschiedenen Volumina anzeigenden Marken fließen ließ. Bei sämmtlichen Versuchen wurden die Volumina auf 0° C. und 1000 mm Hg. reducirt.

War z. B. bei Anfang des Versuchs

V_0 das Volumen,
h die Höhe des Quecksilbers in der Barometerröhre,
t die Temperatur und
b der Barometerstand,
bezeichnet ferner
ts die der Temperatur entsprechende Tension des Wasserdampfes auf das Quecksilber der Röhre und
α den Ausdehnungscoëfficienten der Luft,

so war das reducirte Volumen:

$$V = \frac{b - (h + ts)}{1000} \cdot \frac{V_0}{(1 + \alpha \cdot t)}.$$

War V das Volumen beim Beginne des Versuches, V_1 das etwa nach einer Stunde berechnete Volumen, so war mithin $V_1 - V$ das in dieser Zeit ausgeschiedene Kohlensäurequantum. Da beim Vacuum das Anfangsvolumen gleich Null war, so bezeichnete V_1 direct die ausgeathmete Kohlensäuremenge.

Stets zu gleicher Zeit und gleich lange mit diesen bei Sauerstoffab-

1) Da diese untere Marke bei fortdauernder Gasausscheidung nach und nach vom Quecksilber bedeckt werden musste, so würde ich bei den weiteren Ablesungen jedesmal durch eine neu angeklebte Marke den unteren Quecksilberstand zu bezeichnen gehabt haben. Ich habe es jedoch vorgezogen, nur eine Marke zu benutzen, und habe daher vor jeder Ablesung das in das Gefäß ausgetretene Quecksilber bis zu dem Rand der Marke abgeschöpft. Hierdurch wurde zwar das Gasvolumen in der Röhre etwas ausgedehnt, aber die ganze Quecksilbersäule rückte ja dementsprechend auch mit herunter.

Digitized by Google

schluss angestellten Versuchen ließ ich Keimpflanzen in einem abgeschlossenen Volumen von gewöhnlicher atmosphärischer Luft athmen. Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl keimender Samen, welche fast das gleiche Gewicht mit den im Vacuum sich befindenden hatten, in die schon beschriebenen Absorptionsröhren gebracht. Um das Heruntergleiten der Samen zu verhindern, wurde ihnen ein kleiner Pfropf reiner Baumwolle nachgeschoben, welcher der entstehenden Kohlensäure ungehinderten Durchgang gewährte. Die Absorptionsröhren wurden nun mit ihren unteren offenen Enden senkrecht in ein bis zur Hälfte mit Quecksilber gefülltes Glasgefäß gestellt und ungefähr 20 bis 25 ccm der in den Röhren enthaltenen atmosphärischen Luft durch Heraussaugen entfernt, wodurch natürlich das Quecksilber um ebenso viel emporstieg. Als Saugapparat bediente ich mich eines Glasballons, der mit einem Korke, durch welchen eine mit dünnem Kautschukschlauche versehene Glasröhre reichte, fest verschlossen war. Dieser Glasballon wurde nun erwärmt, bis ein guter Theil der in ihm enthaltenen Luft durch den Gummischlauch entwichen war. Der letztere wurde hierauf durch eine Klemme geschlossen und das Ende desselben eine Strecke weit in die Absorptionsröhre geschoben. Wurde nun die Klemme entfernt, so trat bei Abkühlung des Glasballons ein Theil der in der Absorptionsröhre enthaltenen Luft in den Glasballon ein [1]).

Das in der Röhre emporgestiegene Quecksilber wurde jetzt mit einer 2—3 mm dicken Wasserschicht bedeckt und hierauf das Volumen der eingeschlossenen Luft nach der angegebenen Methode berechnet. Dann ließ man ein kleines Stückchen von festem, kaustischem Kali in dem Quecksilber aufsteigen, welches sich in der über dem Quecksilber befindlichen Wasserschicht löste und jede Menge der ausgeathmeten Kohlensäure sofort absorbirte. Das Einbringen des Kalis gleich bei Beginn des Versuchs hatte den Vortheil, dass der Process der Kohlensäureausscheidung exacter verlief. Führt man nämlich im Anfang kein Kali ein, so beobachtet man jedesmal eine temporäre Verminderung des Volumens, die nur davon herrühren kann, dass eine geringere Menge Kohlensäure von dem Samen abgegeben wird, als der Menge des von ihnen aufgenommenen Sauerstoffs entspricht. Dass diese Volumverminderung nur in einem nach und nach mit Kohlensäure sich anfüllenden Raume stattfindet, hat schon Borodin in seiner bereits citirten Abhandlung ausgesprochen und hierfür auch den experimentellen Nachweis geliefert.

(Borodin stellte zwei graduirte Absorptionsröhren nebeneinander, von denen jede einen keimenden Samen enthielt. In die eine der Absorptionsröhren brachte er gleich bei Beginn des Versuches Kali ein. Nach einigen Stunden erneuerte er schnell das in beiden Röhren enthaltene Luftvolumen

1) Durch Anwendung der Klemme hatte ich es natürlich in der Hand, ein beliebiges Luftvolumen aus der Röhre zu entfernen und dadurch das Quecksilber entsprechend steigen zu machen.

Digitized by Google

und beobachtete nun, dass in derjenigen Röhre, in welcher vorher das Alkali gewesen war, eine Volumverminderung eintrat, während in der anderen Röhre eine Volumvermehrung sich bemerkbar machte, die davon herrührte, dass die vorher in den Geweben des Samens festgehaltene Kohlensäure jetzt in die umgebende Luft diffundirte).

Das sofortige Einführen des Kalis hatte aber außerdem noch den Vortheil, dass der Versuch in jedem Augenblicke unterbrochen werden konnte, worauf es ja bei meinen vergleichenden Untersuchungen wesentlich ankam.

Sollte der Versuch sistirt werden, so wurde das in der Absorptionsröhre befindliche Volumen von Neuem gemessen. Die Differenz zwischen diesem letzteren Volumen und dem bei Anfang des Versuchs berechneten ergab demnach die Menge der in der gegebenen Zeit ausgeathmeten Kohlensäure.

Ich will jetzt zur Illustrirung des Gesagten einige der erhaltenen Resultate als Belege anführen.

Normale Athmung.

Anzahl der Samen.	Gewicht in Gramm.	Versuchsdauer in Stunden.	Ausgeschiedene CO_2 in ccm.	Auf 1 Gramm in 1 Stunde reducirt.
5	3,66	5	2,4	0,13
7	5,07	14	6,35	0,089
7	5,31	14	6,87	0,092
8	4,545	8	3,53	0,096
7	5,135	7	3,495	0,097
10	5,0	23	10,694	0,093

Intramoleculare Athmung.

Anzahl der Samen.	Gewicht in Gramm.	Versuchsdauer in Stunden.	Ausgeschiedene CO_2 in ccm.	Auf 1 Gramm in 1 Stunde reducirt.
5	3,52	7	2,75	0,11
5	3,57	7	1,99	0,079
7	4,99	7	3,518	0,100
6	4,3	7	2,807	0,093
8	5,0	8	2,594	0,065
10	5,45	7	2,528	0,066

Man sieht aus obigen Tabellen, dass die Zahlen, welche die von 1 Gramm in 1 Stunde ausgeschiedene Kohlensäuremenge angeben, nur um ein Geringes von einander abweichen. Der Grund dieser Differenz liegt darin, dass bei der intramolecularen Athmung schon während einer Versuchsdauer von 5 oder 7 Stunden die ausgeschiedenen Kohlensäurequanta nach

Digitized by Google

und nach geringer werden. Um zu erfahren, in welchem Maße die Energie der Kohlensäureausscheidung abnehmen würde, habe ich die im Vacuum stündlich ausgeschiedenen Gasvolumina beobachtet, und führe hier einige Beispiele an:

I.

6 Samen von Vicia Faba wogen 4,3 Gramm. An Kohlensäure wurde von denselben producirt:

Während	der	ersten	Stunde:	0,534	ccm
»	»	zweiten	»	0,504	»
»	»	dritten	»	0,451	»
»	»	vierten	»	0,422	»
»	»	fünften	»	0,306	»
»	»	sechsten	»	0,306	»
»	»	siebenten	»	0,284	»

Mithin von 1 Gramm:

Während	der	ersten	Stunde:	0,124	ccm
»	»	zweiten	»	0,117	»
»	»	dritten	»	0,105	»
»	»	vierten	»	0,098	»
»	»	fünften	»	0,071	»
»	»	sechsten	»	0,071	»
»	»	siebenten	»	0,066	»

II.

5 Samen von Vicia Faba wogen 3,57 Gramm. An Kohlensäure wurde von denselben producirt:

Während	der	ersten	Stunde:	0,44	ccm
»	»	zweiten	»	0,32	»
»	»	dritten	»	0,27	»
»	»	vierten	»	0,27	»
»	»	fünften	»	0,25	»
»	»	sechsten	»	0,22	»

Mithin von 1 Gramm:

Während	der	ersten	Stunde:	0,120	ccm
»	»	zweiten	»	0,098	»
»	»	dritten	»	0,075	»
»	»	vierten	»	0,075	»
»	»	fünften	»	0,070	»
»	»	sechsten	»	0,061	»

Diese hier mitgetheilten Daten sollen nur zeigen, dass in den ersten Stunden der Versuchsdauer das Maximum der Kohlensäureausscheidung liegt, während in den folgenden Stunden sich schon eine allmähliche, aber

Digitized by Google

stetige Abnahme bemerkbar macht. Man ersieht aber klar, dass die in der ersten Zeit durch intramoleculare Athmung ausgeschiedene Kohlensäuremenge mit der in derselben Zeit durch normale Athmung hervorgebrachten identisch ist.

Die sub I und II angeführten Zahlen machen keineswegs Anspruch auf absolute Genauigkeit; die große Schwierigkeit, welche in einer genauen Ablesung und Ausmessung derartig kleiner Gasvolumina bei nicht einmal constanten Temperaturverhältnissen liegt, wird Jedem begreiflich erscheinen. Es muss hier eben mit der äußersten Sorgfalt operirt werden; jeder Beobachtungsfehler, und sei er noch so gering, wird schon einigen Einfluss auf das Resultat geltend machen. Handelt es sich darum, die täglich ausgeschiedenen Gasvolumina zu vergleichen, so ist einerseits die Ablesung leichter, andererseits wird ein gemachter Beobachtungsfehler 24mal geringer, so dass dem Resultate hierdurch weniger Abbruch geschieht.

Es könnte hier vielleicht den Anschein haben, als ob durch den Einwurf: die während der ersten Stunden von lebenden Samen im Vacuum ausgeschiedene Kohlensäure rühre von dem in den Samen noch enthaltenen Sauerstoff her, sei also ausschließlich ein Product normaler und nicht intramolecularer Athmung, die Gültigkeit des oben ausgesprochenen Gesetzes in Zweifel gezogen werden könnte. Eine Vergleichung jedoch der gesammten, während mehrerer Stunden hindurch im Vacuum ausgeschiedenen Kohlensäuremengen mit der in derselben Zeit durch normale Athmung hervorgebrachten, lässt jeden Zweifel schwinden. Wie man aus den pag. 512 mitgetheilten Tabellen sieht, ist die Differenz zwischen der in 5—7 Stunden intramolecular und normal ausgeschiedenen Kohlensäuremenge eine so minimale, dass der geringe Einfluss, welchen der anfänglich im Vacuum aus den Samen diffundirte Sauerstoff auf die Production der Kohlensäure ausübt, sofort einleuchtet. Noch weiter aber sehen wir, dass die Energie der Kohlensäureausscheidung sogar mehrere Tage lang, wo also die geringe Menge von Sauerstoff längst aufgebraucht ist, fast ungeschwächt erhalten bleibt und nur ganz allmählich abnimmt, wie folgende Versuche uns veranschaulichen mögen:

I.

8 Samen von Vicia Faba im Gewicht von 4,759 Gramm lieferten an Kohlensäure;

Am	ersten	Tage:	5,701	ccm
»	zweiten	»	5,417	»
»	dritten	»	5,045	»
»	vierten	»	4,608	»
»	fünften	»	4,553	»
»	sechsten	»	4,329	»

Digitized by Google

1 Gramm demnach:

Am	ersten	Tage:	1,18	ccm
»	zweiten	»	1,13	»
»	dritten	»	1,05	»
»	vierten	»	0,96	»
»	fünften	»	0,94	»
»	sechsten	»	0,904	»

II.

10 Samen von Vicia Faba im Gewicht von 8,0 Gramm lieferten an Kohlensäure:

Am	ersten	Tage:	10,73	ccm
»	zweiten	»	8,52	»
»	dritten	»	8,16	»
»	vierten	»	7,80	»
»	fünften	»	7,23	»
»	sechsten	»	6,75	»

1 Gramm demnach:

Am	ersten	Tage:	1,34	ccm
»	zweiten	»	1,06	»
»	dritten	»	1,02	»
»	vierten	»	0,97	»
»	fünften	»	0,90	»
»	sechsten	»	0,84	»

III.

10 Samen von Vicia Faba im Gewicht von 7,95 Gramm lieferten an Kohlensäure:

Am	ersten	Tage:	10,56	ccm
»	zweiten	»	8,83	»
»	dritten	»	7,95	»
»	vierten	»	7,56	»
»	fünften	»	7,48	»
»	sechsten	»	6,69	«

1 Gramm demnach:

Am	ersten	Tage:	1,32	ccm
»	zweiten	»	1,11	»
»	dritten	»	0,998	»
»	vierten	»	0,95	»
»	fünften	»	0,94	»
»	sechsten	»	0,84	»

Digitized by Google

Theorien über die Athmung.

Nach der von mir mitgetheilten Thatsache, dass sämmtliche beim Athmungsprocess entstehende Kohlensäure einzig und allein das Product der intramolecularen Vorgänge ist, dass man also den Sauerstoff der Atmosphäre bei der Bildung der Kohlensäure als nicht mitwirkend betrachten muss, lassen unsere bisherigen Anschauungen über die Athmung sich einigermaßen modificiren.

Während man früher den ganzen Athmungsprocess einfach als eine vollständige Verbrennung auffasste, durch welche die zu verathmende Substanz, das Zucker- oder Stärkemolecül, gänzlich zu Kohlensäure und Wasser verbrannt wurde, sah man sich, nachdem man zur Kenntniss der intramolecularen Athmung gelangt war, veranlasst, dieser Theorie einige Beschränkung aufzuerlegen. Man fasste, und dieses ist die von PFEFFER in seiner Abhandlung »Über das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze« vertretene Ansicht, den Process der Athmung als gleichsam in zwei Phasen vor sich gehend auf. Man suchte die Vorgänge durch die Annahme zu erklären, dass durch die ununterbrochen in der Zelle vor sich gehenden molecularen Umlagerungen das Zuckermolekül, wie es bei der Gährung der Fall ist, in Alcohol und Kohlensäure zerlegt würde. Diese Kohlensäure ist das nach Außen tretende Product der intramolecularen Thätigkeit, der Alcohol indessen werde im status nascens durch den eingedrungenen atmosphärischen Sauerstoff jetzt weiter vollständig zu Kohlensäure und Wasser oxydirt. Pag. 818 der eben citirten Abhandlung heisst es wörtlich: »Dann entstammt beispielsweise bei der Verathmung eines Zuckertheilchens ein Theil der entstehenden Kohlensäure der bei der intramolecularen Athmung vor sich gehenden Umlagerung, und nur der übrige Theil entsteht durch die vom Eingriff des Sauerstoffs abhängige Oxydation«.

Ferner pag. 815: »Wenn wir nun die Thatsache beachten, dass die Entstehung von Alcohol und ebenso von anderen Producten der intramolecularen Thätigkeit unterbleibt, wenn Sauerstoff in genügendem Maße Zutritt findet, so bieten sich nur zwei principiell verschiedene Möglichkeiten. Entweder müssen erst in Folge des Sauerstoffmangels die molecularen Umlagerungen ins Leben treten, welchen die Producte der intramolecularen Athmung ihre Entstehung verdanken, oder jene molecularen Umlagerungen dauern auch während der Sauerstoffathmung fort, nur kommen die bisherigen Producte intramolecularer Athmung nicht mehr zum Vorschein, weil sie, wie sie entstehen wollen, schon weiter oxydirt werden.«

Der chemische Process, den man sich nach dieser Erklärungsweise in der Zelle vor sich gehend zu denken hätte, würde beispielsweise durch folgende Formel ausgedrückt werden können:

$$C_6 H_{12} O_6 = 2 (C_2 H_5 OH) + 2 CO_2$$
$$_2(C_2 H_5 OH) + 12 O = 6 H_2 O + 4 CO_2.$$

Digitized by Google

Allerdings findet die durch diese Formel veranschaulichte Vorstellung von dem Ineinandergreifen der intramolecularen und der normalen Athmung durch das Experiment seine Bestätigung, aber nur dann, wenn man die Versuchsdauer nicht auf kleine Zeiträume beschränkt. Man findet dann auch, dass von den angewendeten Versuchsobjecten ohne Zutritt von Sauerstoff eine geringere Quantität an Kohlensäure producirt worden ist, als dieses bei fortdauernder Gegenwart von Sauerstoff der Fall ist; ob aber, wie es obige Formel verlangt, die in beiden Fällen ausgeschiedenen Kohlensäurevolumina im Verhältniss wie 1:3 stehen, ist eine Thatsache, die, auch wenn man die vergleichenden Versuche mehrere Tage andauern ließe, wohl schwerlich constatirt werden dürfte.

Wie ich gezeigt habe, müssen wir aber sämmtliche durch den Athmungsprocess hervorgebrachte Kohlensäure als das alleinige Product der intramolecularen Thätigkeit ansehen und dürfen demgemäß dem Sauerstoff der atmosphärischen Luft keine Mitwirkung bei der Bildung der Kohlensäure zuschreiben. Von diesem Standpunkte aus betrachtet aber drängt sich uns sofort die Frage auf: wie ist denn das Eingreifen des Sauerstoffs, der doch, wie nicht geleugnet werden kann, eine hervorragende Rolle in dem ganzen Athmungsprocess spielt, zu erklären, welche Bestimmung hat derselbe und worauf macht er seine Affinitäten geltend?

Sehen wir uns zur Beantwortung dieser Frage einmal nach denjenigen Substanzen um, welche bei dem Athmungsprocess direct betheiligt sind. Wie Boussingault [1]) nachgewiesen hat, sind nur die Kohlehydrate das Material, welches verathmet wird; der Kohlenstoff der ausgeathmeten Kohlensäure gehörte also ursprünglich einem Zucker- oder Stärkemolekül an. Aber die Kohlehydrate an und für sich zerfallen nicht von selbst in Kohlensäure und Wasser; die Kohlehydrate allein athmen nicht.

Auf der andern Seite sehen wir, dass der Körper, dem bei der Athmung die wichtigste Rolle zuertheilt ist, das Eiweiß, als solches ebenfalls passiv sich verhält. Reines Eiweiß athmet auch nicht. Nur das lebende Protoplasma ist es, welches im Stande ist, durch die fortwährend in ihm vor sich gehenden molecularen Verschiebungen diejenigen chemischen Processe anzuregen, deren Gesammtheit wir eben mit dem Ausdrucke der Athmung bezeichnen. Das lebende Protoplasma, das organisirte Eiweiß also, als welches wir uns ein inniges Gemenge von Eiweißmolekülen mit Molekülen der Kohlehydrate zu denken haben, ist im Stande zu athmen. Dieses ist die Basis, welche wir stets, wenn es sich um Erklärung der Athmungsvorgänge handelt, unseren Anschauungen zu Grunde legen müssen.

Nach den bis jetzt bekannten Thatsachen könnten wir uns von der Thätigkeit des Protoplasmas und der durch dieselbe hervorgerufenen Processe ungefähr folgende Vorstellung machen: Durch das fortwährend vor

1) Boussingault in Comptes rendus. 1864. pag. 58.

Digitized by Google

sich gehend gedachte Zerfallen der Protoplasmamoleküle werden in der Zelle sich befindende Moleküle der Kohlehydrate dazu verwendet, jene Protoplasmamoleküle sofort wieder zu restauriren, während andere Zuckermoleküle unter anderen als Producte jener stetigen Eiweißzersetzungen nun bei ihrem Entstehen fortdauernd in Alcohol und Kohlensäure zerfallen. Durch den in den Geweben sich aufhaltenden atmosphärischen Sauerstoff werden jetzt diese Alcoholmoleküle in statu nascenti oxydirt, aber nicht in dem Verhältniss, dass Kohlensäure und Wasser entsteht, sondern die Sauerstoffatome addiren sich in dem Maße zu den Alcoholmolekülen, dass dadurch Isomere der Essigsäure (natürlich unter entsprechendem Wasseraustritt) entstehen würden, deren Atome sich jedoch umlagern und wieder ein Zuckermolekül bilden [1].

Zur Veranschaulichung dieser ineinandergreifenden chemischen Processe mögen folgende beiden Formeln dienen:

$$1.\quad 3\,(C_6H_{12}O_6) = 6\,(C_2H_5OH) + 6\,CO_2$$
$$2.\quad 6\,(C_2H_5OH) + 12\,O = 2\,(C_6H_{12}O_6) + 6\,H_2O.$$

Die zweite Formel will ich noch einmal, aber etwas übersichtlicher, den vor sich gehend gedachten Process mehr andeutend, folgendermaßen hinschreiben:

$$3.\quad 6\,(C_2H_5OH) + 12\,O = \underbrace{2\begin{pmatrix} C_2H_4O_2 \\ C_2H_4O_2 \\ C_2H_4O_2 \end{pmatrix}}_{2\,(C_6H_{12}O_6} + 6\,H_2O.$$

Diese letzte Formel gibt uns ein klares Bild darüber, wie man sich unserer Auffassung gemäß die Thätigkeit des Sauerstoffs vorstellen müsste. Obwohl derselbe auf das Alcoholmolekül von oxydirendem Einfluss ist, so wirkt er dennoch im Ganzen zugleich reducirend, indem er immer wieder die Moleküle des Zuckers restituirt. Vergleichen wir die erste Gleichung mit der zweiten, so sehen wir, dass, obwohl durch den Sauerstoff immer wieder Zucker gebildet wird, diese Neubildung dennoch nicht in dem Maße vor sich geht, als die ursprünglichen Zuckermoleküle zerfallen; für je drei derselben werden nur zwei regenerirt, indem aber nebenbei Wasser entsteht. Hierauf basirt eben der mit der Athmung nothwendigerweise verbundene Substanzverlust. Weil nämlich der Sauerstoff nicht im Stande ist, die zerfallenen Zuckermoleküle in ihrer ganzen Anzahl wiederherzustellen, so ist dadurch für die athmende Pflanze ein langsam fortschreitender Gewichtsverlust an Trockensubstanz bedingt.

Aber auch den volumetrischen Verhältnissen tragen obige Formeln

1) Man muss sich hier den Sauerstoff in derselben Weise agirend denken, wie z. B. der Sauerstoff der Salpetersäure auf den Alcohol einwirkt. Die Kohlenstoffatome der entstehenden Producte, Glyoxal, Glycolsäure, Glyoxylsäure, lagern sich mit ihren freien Valenzen aneinander und erzeugen Zuckermoleküle.

Digitized by Google

Rechnung. Wir sehen, dass für die 12 durch intramoleculare Thätigkeit entstandenen Kohlensäurevolumina eine gleiche Anzahl Volumina Sauerstoff wieder verbraucht wird; eine Thatsache, die ja durch das Experiment hinlänglich festgestellt ist.

Obwohl, wie wir soeben gesehen haben, durch die gegebenen Formeln sämmtliche uns bis jetzt über die Athmungsvorgänge bekannten Thatsachen zusammengefasst ausgedrückt werden, so machen dieselben doch keineswegs Anspruch darauf, die nun wirklich in der Zelle sich vollziehenden Umsetzungen vollständig darzulegen, sondern ihr Zweck ist der, zu zeigen, dass die Vorgänge, wie wir sie uns bei der Athmung sich abspielen denken, auch wirklich chemisch möglich sind, und in diesem Sinne haben sie ihre volle Berechtigung.

Dass bei fortgesetzter alleiniger Thätigkeit der intramolecularen Athmung die Kohlensäureausscheidung nach und nach immer geringer wird, ist der mitgetheilten Auffassung der Athmungsvorgänge durchaus nicht widersprechend, wenn man annimmt, dass die Zuckermoleküle, welche bei Gegenwart von Sauerstoff regenerirt werden würden, jetzt nicht mehr verathmet werden können. Es treten also bei andauerndem Sauerstoffabschluss immer weniger Zuckermoleküle in die in Zerfall begriffenen Protoplasmamoleküle ein, dadurch können sich aber nach und nach immer weniger Protoplasmamoleküle regeneriren, wodurch dann schließlich auch der Tod der Pflanze eintritt.

Fragen wir uns nun, durch welches Agens und in welcher Weise die Eiweißmoleküle zerfallen, so sind wir bei den gegenwärtigen Kenntnissen, welche wir von der Natur der protoplasmatischen Substanzen besitzen, nicht im Stande, uns eine genügende Erklärung hierüber zu verschaffen. Erst wenn die Chemie so weit vorgeschritten sein wird, dass sie uns vollständigen Aufschluss über die Structur des Eiweißmolekülsgeben kann, erst dann wird man mit Erfolg daran gehen können, den ganzen Mechanismus der Athmung in befriedigender Weise zu erklären. Vorläufig aber müssen wir uns an die bekannten Erscheinungen halten, und diese im Auge habend, wird man unwillkürlich darauf hingeführt, den ganzen durch den Athmungsprocess hervorgebrachten Wirkungen eine der Gährung ähnliche Ursache zu Grunde zu legen. In derselben Weise, wie das Zuckermolekül durch das Ferment in Alcohol und Kohlensäure zerfällt, wird auch durch die molekularen Umlagerungen im Protoplasma aus Zucker Alcohol und Kohlensäure gebildet. Es ist desshalb wohl angebracht, wenn wir von der Ursache der Athmung als von einer den Fermentwirkungen ähnlichen reden.

Für die Ansicht, dass die Ursache der Athmung auf einer fermentähnlichen Wirkung im Protoplasma basire, spricht sich Claude Bernard mit großer Entschiedenheit aus. Ich führe hier einige Stellen aus seinen »Leçons sur les phénomènes de la vie etc.« wörtlich an.

Digitized by Google

Bd. II. pag. 213. »C'est à une fermentation que nous comparons le mécanisme de la respiration. Selon nous, on doit dire »fermentation respiratoire«. Nous sommes convaincus que plus on ira plus on verra intervenir dans toutes les réactions de l'organisme ces actions, qu'on commence à mieux connaître les fermentations«.

»Pour nous résumer et formuler en peu de mots notre manière de voir, nous disons que la respiration a essentiellement pour but de produire de chaleur nécessaire à la vie, et qu'elle a pour mécanisme une action du genre des fermentations«.

Pag. 214 ff. »Quant au mécanisme (de la respiration), nous avons dit que c'était une fermentation. Quelque imparfaite que soit encore cette notion, elle s'éclaire cependant par toutes les analogies que nous présente la science physiologique«.

»L'idée d'assimiler toutes les phénomènes vitaux à des fermentations prend de plus en plus des racines dans la science. C'est pour ainsi dire le problème à l'ordre du jour«.

Wenn wir gesehen haben, dass erst durch die intramoleculare Thätigkeit der Sauerstoff veranlasst wird, sich an der Bildung neuer chemischer Verbindungen zu betheiligen, so lernen wir auf der anderen Seite doch wieder den großen Einfluss des Sauerstoffs auf das Fortbestehen jener molecularen Umlagerungen einsehen. Wenngleich die Pflanze die Fähigkeit besitzt, den Sauerstoff eine Zeit lang entbehren zu können, so müssen wir doch diesen dadurch für die Pflanze bedingten Zustand als einen nicht normalen, sondern als einen pathologischen betrachten, da nicht nur alle sonst durch das Leben hervorgerufenen Effecte vernichtet sind, sondern vor allen Dingen die Bedingungen zum Wachsthum sistirt sind.

Sollte die oben aufgestellte Theorie den chemischen Vorgängen entsprechen, so sind die physiologischen Vorgänge durch dieselbe indess noch nicht gedeutet, da sie durchaus nicht erklärt, wesshalb die intramoleculare Athmung allein für die Pflanzen keine Kraftquelle ist, wesshalb nur durch das Eingreifen des atmosphärischen Sauerstoffs die Kräfte frei werden, welche das Wachsthum bewirken. Die Erklärung dieser Thatsache ist es, auf welche die weitere Forschung zunächst Rücksicht nehmen muss.

Digitized by Google

XXI.

Über das Wachsthum negativ heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern.

Von

Francis Darwin.

(Mit 5 Holzschnitten.)

Die gegenwärtig geltende, in der Hauptsache von Pyrame de Candolle aufgestellte Erklärung der heliotropischen Krümmung kann in Kürze dahin zusammengefasst werden: das Längenwachsthum wird durch Dunkelheit begünstigt, durch Licht verlangsamt; wenn demnach ein wachsendes Organ, etwa ein Internodium, seitlicher Beleuchtung unterworfen ist, so wird die beleuchtete Seite in ihrem Wachsthum verlangsamt, die Schattenseite begünstigt, und folglich krümmt sich das Internodium nach der Seite hin, von welcher das Licht kommt.

Dieser Theorie entsprechend müsste man erwarten, dass ein negativ heliotropisches Organ rascher im Licht als im Finstern wachse. Wenn dagegen gezeigt werden kann, dass ein solches Organ im Licht sein Wachsthum verlangsamt, so ist jene Theorie jedenfalls auf den negativen Heliotropismus und dann sehr wahrscheinlich auch auf den positiven nicht anwendbar.

Die einzigen Erfahrungen, welche Thatsachen zur Entscheidung dieses Problems liefern, sind die von Schmitz und Müller-Thurgau. Schmitz [1]) zeigte, dass die wachsenden Sprosse von Rhizomorpha negativ heliotropisch sind und doch rascher im Finstern, als im Licht wachsen; er wandte dieses Ergebniss jedoch nicht auf die Theorie des Heliotropismus an. Müller-Thurgau [2]) stellte fest, dass die negativ heliotropischen Wurzeln von Chlorophytum und Monstera Lennei ebenfalls durch das Licht in ihrem Wachsthum gehindert werden, wobei er auf die Unverträglichkeit dieser Thatsache mit der herrschenden Theorie des Heliotropismus hinweist.

Meine Untersuchungen wurden an Keimpflanzen von Sinapis alba

1) Linnaea 1843, pag. 512.

2) Flora 1876, pag. 95.

Digitized by Google

gemacht, deren Wurzeln als negativ heliotropisch bekannt sind[1]. Bei einer Untersuchung über die Beziehung zwischen Wachsthum und Heliotropismus muss, wie ersichtlich, ein Material verwendet werden, wo die Region des raschesten Wachsthums mit der Region der heliotropischen Krümmung zusammenfällt; dass dies der Fall ist, wurde von Wolkoff[2] und Müller-Thurgau[3] für negativ heliotropische Wurzeln bewiesen. Die Wurzeln von Sinapis alba sind nun ein besonders werthvolles Material, weil sie weit empfindlicher für das Licht zu sein scheinen, als die Mehrzahl der negativ heliotropischen Organe. Es mag der Mühe lohnen, ein Beispiel davon zu geben, bei welch niedrigem Beleuchtungsgrade die Reaction noch eintritt. Ein Gefäß mit Wasser, in welchem die Sinapiswurzeln wuchsen, wurde in einen Kasten gestellt, dessen seitliche Öffnung mit Seidenpapier bedeckt war. Der Kasten wurde an ein Nordfenster gestellt, an einem trüben, wolkigen Tage (24. Juni 11 Uhr), und in wenig mehr als drei Stunden zeigten die Wurzeln deutlich negativen Heliotropismus. Die Wurzeln krümmten sich auch vom Licht weg, wenn die Öffnung des Kastens mit einem Blatt Schreibpapier bedeckt war und der Kasten 6 Schritt vom Nordfenster entfernt stand. Bei einer andern Gelegenheit, am 3. Juli, waren die Keimpflanzen im Dunkelzimmer einige Stunden lang gewachsen, und zeigten keine Krümmung; das Licht wurde dann in dem Grade zugelassen, dass eine Taschenuhr deutlich abgelesen werden konnte, und 6 von 8 Keimwurzeln wurden dabei deutlich negativ heliotropisch.

Zweierlei einfache Methoden wurden angewendet, um den Effect von Licht und Finsterniss auf die Geschwindigkeit des Wachsthums festzustellen. Die erste bestand darin, dass die Wurzeln jede 10 mm über der Spitze markirt wurden, worauf man die Längenzunahme nach einer gewissen Anzahl von Stunden durch Messung der Wurzeln mit einer Millimeterskala bestimmte. Die Samen wurden in Sägemehl ausgesät, einige Tage nachher die Keimpflanzen zu gleicher Zeit herausgenommen und, nachdem die Wurzeln 10 mm über der Spitze markirt waren, in Brunnenwasser weiter cultivirt, indem jede Pflanze durch ein Loch im Kork des Wassergefäßes gesteckt und mittelst eines Baumwollenbausches dort festgehalten wurde. Je eines der angewandten cylindrischen Gläser wurde durch einen Überzug von schwarzem Papier verdunkelt, so dass die Wurzeln allein sich in der Finsterniss befanden, während der übrige Theil der Pflanze dem Licht ausgesetzt blieb und sich also unter denselben Bedingungen befand, wie diejenigen Pflanzen, welche in dem durchleuchteten Glascylinder wuchsen. Um eine von allen Seiten gleichmäßige Beleuchtung zu erzielen, standen beiderlei Gefäße während der Dauer eines Experiments auf einer Scheibe, welche um eine verticale Achse in ungefähr

1) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., pag. 804.
2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., pag. 810.
3) l. c.

Digitized by Google

20 Minuten einmal rotirte. — Die Temperaturdifferenz des Wassers in den beiden Gefäßen erreichte niemals einen ganzen Grad, und gewöhnlich war das Wasser in dem verdunkelten Gefäß $^2/_{10}$ oder $^3/_{10}$° C. kälter, als in dem durchleuchteten Gefäß; es ist daher gewiss, dass eine etwaige Begünstigung der Wachsthumsgeschwindigkeit im Finstern nicht dieser Temperaturdifferenz zugeschrieben werden kann. Das folgende Beispiel wird genügen, um die Natur des Resultats zu zeigen:

Am 20. Juni wurden 42 Wurzeln 10 mm über der Spitze markirt und, nachdem sie von 12 Uhr Mittags bis 6 Uhr 35 Min. Abends gewachsen waren, gemessen. Die folgenden Zahlen geben die Längenzuwachse während dieser 6 Stunden und 35 Minuten.

Zuwachs für je eine Wurzel in 6 Stunden 35 Minuten

im Licht	im Dunkeln
2,5 mm	7,5 mm
3,5	5,5
3	9
5	8
4	8
3,5	8
2,5	5,5
6	6
4	6
5	5
4,5	4,5
3	7,5
6	6
3	7
7.5	5
4,5	8
4	9,5
3,5	7,5
5	9
6	7
	6
	8,5

Der mittlere Zuwachs der 20 im Licht gewachsenen Wurzeln beträgt 4,3 mm, der mittlere Zuwachs der 22 im Dunkeln gewachsenen Wurzeln ist 7,0 mm, das heißt also, das Wachsthum im Licht verhält sich zu dem im Finstern wie 100 : 162,8.

Die Besichtigung obiger Zahlen zeigt, dass in dem Wachsthum der Wurzeln eine große Ungleichheit herrscht, sowohl im Licht wie im Finstern. In der That wuchs in drei oder vier Fällen eine Wurzel nicht einmal um 1 mm, während die andern bei demselben Experiment benutzten Wurzeln ganz ordentlich wuchsen. Diese Unregelmäßigkeit scheint davon abzuhängen, dass die Wurzeln so außerordentlich leicht verletzt oder im Wachsthum gehindert werden, wenn man sie in die Hand nimmt und abtrocknet;

Digitized by Google

es war nämlich nöthig, das Eintrocknen des Lackes, mit welchem sie markirt wurden, abzuwarten, bevor die Wurzeln in das Wasser eingetaucht wurden, und obgleich das Hartwerden des Lackes stattfand, während die Wurzeln zwischen nassem Filtrirpapier lagen, so konnten sie daselbst doch nicht für mehr als drei oder vier Minuten gelassen werden, ohne ihr normales Wachsthum zu stören.

Es ist unnöthig, die Einzelnheiten aller Experimente hier aufzuzählen, da die Ergebnisse derselben dem oben gegebenen Beispiel durchaus entsprechen. Alles in Allem wurden 207 Wurzeln gemessen, wovon 104 im Licht, 103 im Finstern gewachsen waren. Der mittlere Zuwachs für sämmtliche Wurzeln war:

	im Licht		im Finstern
	3,82 mm		6,26 mm
oder	100	zu	163,9

Für die zweite Beobachtungsreihe wurde der von Sachs construirte und von Vines[1]) bei seiner Untersuchung über das Wachsthum von Phycomyces benutzte Apparat verwendet. Das Glasgefäß, in welchem die Wurzeln wuchsen[2]), stand auf einer horizontalen, von verticaler Achse getragenen Scheibe, welche mittelst eines Uhrwerks in 35 Minuten eine Rotation vollendete. Auf diese Weise werden die Wurzeln allseitig gleich stark beleuchtet, und heliotropische Krümmungen vermieden[3]). Das Längenwachsthum einer gegebenen Wurzel wird mit einem horizontalen Mikroskop gemessen, in welchem sich ein Ocularmikrometer befindet. Verfinstert wurden die Pflanzen durch einen undurchsichtigen Pappdeckelcylinder, den man über das ganze Gefäß setzte, so dass die Abwechslung von Licht und Finsterniss herbeigeführt werden konnte, ohne das Glasgefäß zu berühren, welches sich in continuirlicher Rotation befand. Auf diese Weise waren also die äußeren Bedingungen für das Wachsthum im Finstern und im Licht möglichst gleichartig[4]). Bei mehreren dieser Versuche wurde die Temperatur während der Verdunklungsperioden erniedrigt, dadurch dass die übergestülpten Pappdeckelcylinder mit nassem Filtrirpapier umgeben wurden.

Die Resultate waren folgende: in einer gewissen Anzahl von Fällen schien der Gang des Wachsthums nicht beeinflusst durch den Wechsel von Licht und Finsterniss, und in Einem Fall war das Wachsthum sogar deutlich verlangsamt im Finstern; doch beweist die Gesammtheit der Beobach-

---

1) Arbeiten des bot. Instituts. Bd. II, pag. 134.

2) Es ist besser, die Wurzeln einen oder zwei Tage in Wasser zu cultiviren, bevor sie zu dem Versuch verwendet werden, um so viel als möglich die häufig vorkommenden spontanen Nutationskrümmungen zu vermeiden.

3) Arbeiten des bot. Instituts. Bd. II, pag. 215.

4) Bei mehreren Experimenten wurde ein anderes Mikroskop verwendet, wobei die Pflanzen von der rotirenden Scheibe während der Dunkelperioden weggenommen werden mussten.

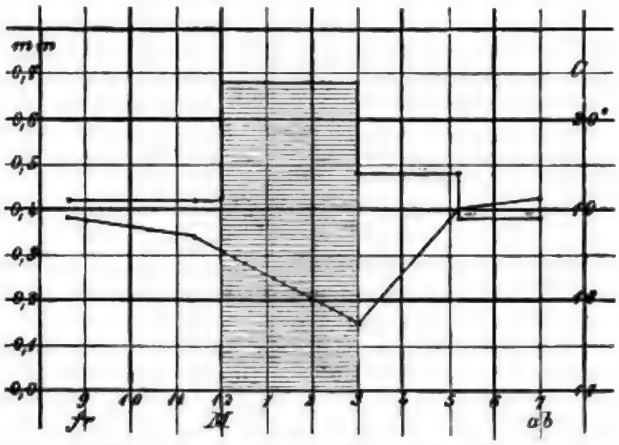
Digitized by Google

tungen mit Sicherheit, dass das Wachsthum der Wurzeln durch Licht gehindert, durch Dunkelheit begünstigt ist.

Als Beispiele für die erhaltenen Resultate mögen folgende angeführt werden:

Am 14. Juli 1. Exp.

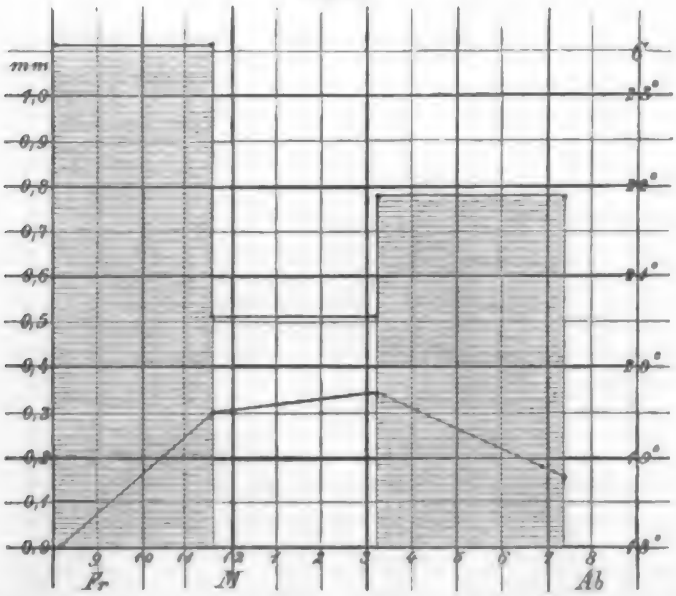
Fig. 1.



Beobachtungsstunden.	Zuwachs in mm.	Temperatur °C.	Bemerkungen.
8h 51m Vm.	—	18,9	Dunkelperiode von Mittag bis 3 Uhr, im Übrigen beleuchtet.
11 21	1,05	18,7	
12	—	—	
3	2,03	17,8	
5 10	1,05	19,0	
7 0	0,70	19,1	

Am 14. Juli 2. Exp.

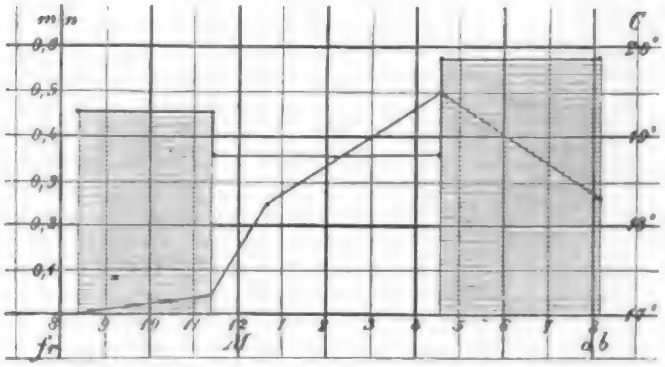
Fig. 2.



8h 13m Vm.	—	18,0	Dunkel von 8h 13m Vorm. bis 11h 43m und dann von 3h 17m Nachm. bis 7h 22m.
11 43	3,9	19,5	
3 17	1,8	19,7	
7 22	3,2	18,8	

Am 16. Juli 3. Exp.

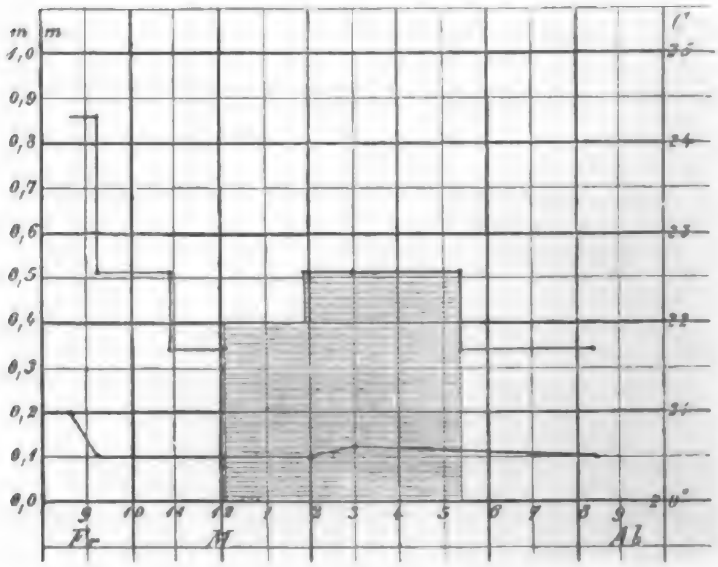
Fig. 3.



Beobachtungs-stunden.	Zuwachs in mm.	Temperatur °C.	Bemerkungen.
8h 25m Vm.	—	17,0	Dunkel von 8h 25m Vorm. bis 11h 20m und dann von 4h 39m Nachm. bis 8h 9m.
11 20	1,3	17,2	
12 30	—	18,2	
4 35—39	1,9	19,5	
8 9	2,0	18,3	

Am 21. Juli 4. Exp.

Fig. 4.

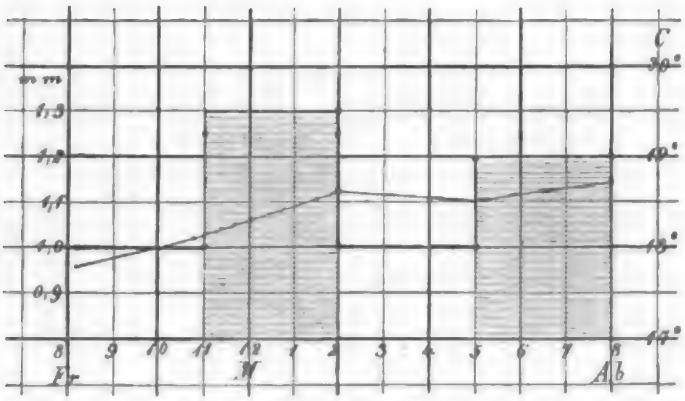


8h 38m Vm.	—	21,0	Dunkel von 12h 9m bis 5h 25m.
9 13	0,5	20,5	
10 58	0,9	20,15	
12 8—9	0,4	20,5	
1 56	0,7	20,5	
3 5	0,6	20,5	
5 25—30	1,2	20,6	
6 40	—	—	
8 25 Nm.	1,0	20,5	

Digitized by Google

Am 4. Juli 5. Exp.

Fig. 5.



Beobachtungs-stunden.	Zuwachs in mm.	Temperatur °C.	Bemerkungen.
8h 15m Vm.	—	17,8	Dunkel von 11h 10m Vorm. bis 2h 5m
11 10	3,0	18,1	Nachm. und von 5h bis 8h 5m Nachm.
2 5	3,8	18,6	
5	3,0	18,5	
8 5	3,6	18,7	

Die Resultate der obigen fünf Beobachtungsreihen sind hier in gewohnter Art graphisch dargestellt[1]. In einigen derselben verlaufen die Temperaturcurven in entgegengesetztem Sinne wie die des Wachsthums, und beweisen so, dass die beobachteten Veränderungen des letzteren nur durch den Beleuchtungswechsel bewirkt sein können. So correspondirt in Fig. 1 die Dunkelperiode von 12h Mittags bis 3h mit einem Sinken der Temperatur, wogegen während der vorhergehenden und folgenden Lichtperioden die Temperatur steigt. In gleicher Weise hat in Fig. 2 die Lichtperiode in der Mitte des Tages eine höhere Temperatur, als die beiden Dunkelperioden Morgens und Abends.

Bei Fig. 4 haben wir einen Wechsel im Gange des Wachsthums bei sehr geringer Veränderung der Temperatur. Endlich in Fig. 5 sind die Temperaturveränderungen größer, können aber nicht als hinreichend betrachtet werden, um den scharf markirten Wechsel im Gange des Wachsthums zu erklären. Aus den mitgetheilten Experimenten muss mit Gewissheit geschlossen werden, dass ein Organ negativ heliotropisch sein kann, und dass doch sein Wachsthum durch Dunkelheit begünstigt, nicht aber verlangsamt wird. Die gewöhnliche Lehre vom Heliotropismus ist daher durchaus unhaltbar, soweit sie negativ heliotropische Organe betrifft. Ob

[1] Der stündliche Zuwachs ist also constant zwischen zwei Beobachtungsreihen dargestellt. Die Temperaturcurven sind des Contrastes wegen in anderer Art verzeichnet, die wirklichen Temperaturen, welche bei den Beobachtungen notirt wurden, sind unter einander durch gerade Linien verbunden.

man berechtigt ist, dieses Argument auf positiv heliotropische Organe zu übertragen, ist eine andere Frage.

Zum Schluss möchte ich constatiren, dass die Ansicht über den Heliotropismus, welche durch meine Experimente gestützt zu werden scheint, die von Sachs ausgesprochene ist[1]), durch welche diese Phänomene mit denen des Geotropismus zusammen den Reizerscheinungen zugezählt werden. Die Frage: »warum gerade nur gewisse Organe, ja selbst einzelne Theile einer Zelle nur durch bestimmte äußere Einflüsse in dieser Weise angeregt werden, andere Theile aber anders«, erlaubt keine andere Antwort als die: »dass sich die lebende Pflanzensubstanz derart innerlich differenzirt, dass einzelne Theile mit specifischen Energien ausgerüstet sind, ähnlich, wie die verschiedenen Sinnesnerven der Thiere«.

1) Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. II. 1879. pag. 282.

Digitized by Google

XXII.

Zur vergleichenden Anatomie der Marchantieen.

Von

K. Goebel.

Ein neuerdings [1]) erschienener Aufsatz von W. E. A. Voigt: »Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen« veranlasst mich, meinen oben [2]) über die Marchantieen gemachten Bemerkungen hier noch einige Beobachtungen beizufügen, die, wie ich glaube, insofern Anspruch auf einiges Interesse machen können, als sie zeigen, dass schon in der Reihe der Thallophyten — wozu ich auch die frondosen Lebermoose rechne — die Gewebedifferenzirung eine weitergehende ist, als man bisher annahm.

Voigt hat die diesbezüglichen Thatsachen vollständig übersehen. Er unterscheidet auf dem Querschnitt durch das Laub von Marchantia polymorpha drei Schichten: die Epidermis, die grüne chlorophyllführende Schicht (von Gottsche [3]) passend als »Lufthöhlenschicht« bezeichnet), und die chlorophyllfreie. Dass ausserdem auf der Bauchseite des Thallus sich auch eine Rindenschicht findet, ist längst bekannt (vgl. Sachs, Lehrb. IV. Aufl. pag. 78, Fig. 65). Der Bau der chlorophyllfreien Schicht soll nun bei allen von Voigt untersuchten Marchantieen wesentlich derselbe sein. Mir standen nicht alle von Voigt genannten Formen zur Verfügung, allein schon die Untersuchung von zweien der häufigsten einheimischen Formen, Fegatella conica und Preissia commutata, zeigt, dass sich hier Abweichungen von dem für Marchantia polymorpha im Wesentlichen schon seit Mirbel's [4]) klassi-

---

1) Bot. Ztg. 1879, No. 46 u. 47.

2) In »Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse« über Entstehungsort- und -Folge der Archegonien (pag. 370 ff.); in »Zur vergleichenden Embryologie der Archegoniaten«: über Embryologie von Targionia (pag. 440) und Zellanordnung der Brutknospen von Marchantia (pag. 447). — An älteren Embryonen von Targionia entwickelt sich aus einer apicalen Zelle oft ein sehr langes Haar, das in den Archegonienhalskanal eindringt. Vgl. betreffs analoger Vorkommnisse bei Riccieen Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose Heft IV, pag. 42 u. 54.

3) In dem unten citirten Aufsatz über Haplomitrium Hookeri.

4) Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha; in Memoires de l'Acad. royale des scienc. de l'inst. de France T. XIII. 1835.

Digitized by Google

scher Abhandlung Bekannten finden. Sachs (a. a. O. pag. 354) hatte als Zusammenfassung der bisherigen Kenntnisse angegeben, dass das chlorophyllfreie Gewebe aus langen horizontalen, interstitienlosen Zellen bestehe, und außerdem betont, dass — nach den damals vorliegenden Angaben — Gallert- und Schleimbildung bei den Muscineen — gewisse Vorgänge in den Sporenmutterzellen ausgenommen — nicht vorkomme (a. a. O. pag. 344). Dieser Satz findet auf die Marchantieen nach dem unten zu Beschreibenden keine Anwendung mehr.

Eine sonderbare Angabe findet sich noch in Lürssen's »medicinisch-pharmaceutischer Botanik«. Der genannte Schriftsteller sagt hier nämlich — ob auf Grund eigener Untersuchungen oder referirend, ist mir unbekannt — »die Mittellinie (die stärkere Mittelrippe) jedes Laubsprosses sowie der Stiel und die Strahlen jedes Receptaculums endlich werden von lockeren Bündeln sehr langer, schlauchförmiger, den Rhizoïden ähnlicher und, wie diese ebenfalls mit zapfenartigen Verdickungen versehener Zellen durchzogen, welche den gefäßbündelartigen Strängen der Laubmoose vergleichbar sind«. Was den Stiel und die Strahlen des Receptaculums betrifft, so sind dieselben allerdings von »lockeren Bündeln« durchzogen. Allein diese Bündel sind wirkliche Rhizoïden. Denn wie bekannt, sind Stiel und Strahlen des Receptaculums nichts anderes, als nach der Bauchseite hin umgeschlagene Thalluslappen, in der so entstandenen Höhlung finden sich, wie auf der Bauchseite gewöhnlich, Rhizoïden; dass dieselben aber nicht im Gewebe von Stiel und Strahlen des Receptaculums verlaufen, und mit den gefäßbündelartigen Strängen der Laubmoose gar nichts zu thun haben, das braucht wohl kaum betont zu werden. Derartige Zellen, welche die Mittelrippe »durchziehen« sollen, sind mir ebenfalls bei keiner der von mir untersuchten Marchantieen (March. polymorpha, Preissia commutata, Grimaldia dichotoma, Reboulia hemisphaerica, Targionia Michelii, Fegatella conica, Lunularia vulgaris) aufgestoßen. Dass auf Längsschnitten ein Wurzelhaar durch das Messer so abgerissen wird, dass es in die Mittellinie des Thallus zu liegen kommt, ist allerdings nicht selten. Allein lockere Bündel rhizoïdenähnlicher Zellen habe ich, wie erwähnt, in keinem Marchantieenthallus gesehen.

Besonders charakteristisch für die Marchantieen und die mit ihnen durch Übergangsformen eng verbundenen Riccien ist bekanntlich die Lufthöhlenschicht, in welcher sich das assimilirende grüne Gewebe findet. Ebenso ist bekannt, und in der genannten Arbeit von Voigt im Einzelnen beschrieben worden, dass die Lufthöhlenschicht sich bei den einzelnen Gattungen verschieden gestaltet. Bei Grimaldia dichotoma z. B. ist die Lufthöhlenschicht ein lacunöses Gewebe, dessen Zellen senkrecht zur Oberfläche des Thallus gestreckt sind, die einzelnen Zellreihen enden nur unter den Spaltöffnungen frei, außerdem setzen sie sich an die Epidermis an. Auch findet ein ziemlich allmählicher Übergang zu dem chlorophyll-

Digitized by Google

freien Gewebe statt. Das letztere besteht aus in der Längsrichtung des Thallus, also horizontal gestreckten, interstitienlosen und tüpfellosen, gleichartigen Zellen. Auch Lunularia vulgaris und wohl noch eine Reihe anderer Formen zeigen diesen einfachen Bau der chlorophyllfreien Schicht. Die Sonderung der letzteren von der chlorophyllführenden Schicht ist indess schon bei Grimaldia u. a. eine schärfere, als z. B. bei Corsinia marchantioïdes und den Riccien. Die Differenzirung einer assimilirenden und einer stoffleitenden Gewebepartie tritt übrigens schon bei noch viel einfacher gebauten Thallophyten auf. So besteht Polysiphonia bekanntlich aus einer von einer Anzahl peripherischer Zellen umgebenen axilen Zellreihe. Nur in den peripherischen Zellen [1]) finden sich die Farbstoffträger, welche der Assimilation dienen, während die axile Zellreihe, wie es scheint, nur die Fortleitung der assimilirten Stoffe besorgt, eine Function, die erleichtert wird durch die Tüpfelkanäle, die sich in den Querwänden befinden. Die Zellen der chlorophyllfreien Schicht von Marchantia polymorpha, Reboulia hemisphaerica etc. zeigen ebenfalls Tüpfelung, und sie sind zur Zeit der Winterruhe dicht mit Stärkekörnern angefüllt. — Außerdem besitzt aber Fegatella conica innerhalb der chlorophyllfreien Schicht noch ein anderes Gewebesystem, nämlich Schleimgänge. Auf Querschnitten durch den Thallus sieht man, dass einzelne Zellen sich durch ihre Größe vor den andern auszeichnen. Über die Beschaffenheit derselben ist auf Schnitten durch frisches Material nichts zu erkennen. An Alkoholmaterial sieht man auf Längsschnitten schon mit bloßen Augen im Gewebe der Mittelrippe Streifen verlaufen, die sich vom übrigen Gewebe durch ihre homogene weissliche Färbung abheben. Die mikroskopische Betrachtung zeigt, dass man es mit Zellen zu thun hat, die von einer entweder homogenen oder geschichteten Gallerte fast völlig ausgefüllt sind. Auf Längsschnitten durch den Vegetationspunkt eines austreibenden (Frühjahrs-) Sprosses zeigt sich, dass diese Schleimgänge schon sehr nahe am Scheitel angelegt werden, etwa aus Zellen, die aus dem dritten bis vierten Segmente der Scheitelzelle hervorgehen. Längsreihen von Zellen zeichnen sich dadurch aus, dass sie einen dichten, feinkörnigen, protoplasmatischen Inhalt haben, während in den angrenzenden Parenchymzellen meist Stärke sich findet. Außerdem unterscheiden sich die Zellen des jungen Schleimganges durch ihre geringe Länge von den Parenchymzellen. In einzelnen Zellen des Schleimganges treten zuweilen auch Längswände auf, gewöhnlich aber besteht derselbe aus einer einfachen, in der Längslinie des Thallus verlaufenden Zellreihe. Die Wände derselben unterscheiden sich in ihrem Jugendstadium in nichts von andern Zellwänden, geht man aber zu älteren Zellen des Ganges über, so findet man, dass sich dieselben in die Länge gestreckt haben, und dass

1) Vgl. den analogen Fall von Halopitys pinastroïdes bei van Tieghem: Note sur les globules amylacées des Floridées. Ann. d. sc. nat. 1865, pag. 315.

Digitized by Google

die Zellwände des Ganges sich verdickt haben, indem außer der noch deutlich sichtbaren primären Wand auf der Innenseite der Gangzellenwände eine anfangs dünne, später zunehmende, stark lichtbrechende, zuweilen auch etwas trübe Schicht aufgetreten ist, die, wie man sich durch Zusatz von Wasser überzeugt, stark quellbar ist. Dies Verhältniss steigert sich, je älter die betreffende Zelle des Schleimganges wird, schließlich ist die ganze Zelle mit Ausnahme des zusammengedrückten Protoplasmarestes ganz mit Schleim erfüllt. Die primäre Zellwand ist noch deutlich sichtbar. Der Schleim zeigt zuweilen, nicht immer eine schöne Schichtung, indem Lamellen stärkeren Lichtbrechungsvermögens denselben in — bei den einzelnen Zellen nicht constanter — Richtung von einer Wand zur andern durchsetzen. Durch die Einwirkung des Alcohols ist der Schleim von der primären Zellwand meist etwas abgelöst. Bei Wasserzusatz quillt der Schleim beträchtlich auf, hatte er, was wie erwähnt zuweilen vorkommt, eine trübe Farbe, so verschwindet dieselbe, und der Schleim wird ganz hell. Die stärker lichtbrechenden Lamellen bleiben längere Zeit erhalten, quellen also langsamer, in jüngeren Schleimkanalzellen sind sie auch nach vollständiger Quellung noch zu sehen, bei älteren verschwinden sie schließlich auch. Dasselbe gilt von der primären Zellwand, sie quillt am langsamsten, endlich aber verschwindet auch sie, und der Schleim stellt dann eine homogene, structurlose Gallerte dar, die sich im Wasser zertheilt. Bei der Quellung der primären Zellwand sieht man längs derselben kleine Tröpfchen hervortreten, eine Erscheinung, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist. — Dass die quellbare Schicht, wie sie in den jungen Schleimcanalzellen auftritt, durch Apposition entstehe, wie Frank [1]) dies für andere Fälle von Schleimbildung vermuthet, ist auch für Fegatella wahrscheinlich, das Material dazu wird aber hier nicht durch in den Gangzellen vorhandene Stärke geliefert, diese fehlt wie erwähnt in denselben. Andrerseits bieten die primären Membranen der Schleimgangzellen auch ein Beispiel für die Umwandlung einer anfangs nicht quellbaren Cellulosemembran in eine quellbare, und seinerseits zeigt der Schleim zuweilen eine Differenzirung in stark und weniger stark quellbare Schichten. Die Quellungsfähigkeit der quellbaren Schicht in einzelnen Gangzellen ist manchmal so groß, dass sie als Zapfen die Membranen einiger benachbarten Gangzellen durchbohren. In älteren Thallustheilen findet man die Schleimgänge leer und desorganisirt, die ihnen angrenzenden Wände gebräunt. Die älteren Thallustheile dienen überhaupt nur noch als Reservestoffbehälter für die jüngeren, denn auch die chlorophyllführende Schicht derselben ist bei ihnen außer Function gesetzt. Schließlich stirbt, wie bekannt, der Thallus von hinten her ab. — Es geht aus dem Gesagten hervor, das Fegatella eine Anzahl (bei

1) Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, in Pringsheim's Jahrb. V, pag. 161 ff.

Digitized by Google

einem nicht besonders kräftigen Exemplare zählte ich deren zehn) die Mittelregion des Thallus continuirlich durchziehender Schleimgänge hat.

Ein anderes Gewebesystem findet sich bei Preissia commutata. Über die anatomischen Verhältnisse dieser Pflanze ist mir nur eine, mit den Thatsachen absolut nicht in Einklang zu bringende Notiz von Gottsche[1]) bekannt. Er sagt, in der violetten Zellschicht (die Wände der Parenchymzellen der Marchantieen sind häufig violett gefärbt) finde sich ein verzweigtes Gefäßsystem, das sich mannigfach hin und her schlängle, durch die Zellen und deren Wände gehe und mit größeren Reservoirs in Verbindung stehe, welche fast eine Zelle ganz ausfüllen und in einer glasartigen Haut eine Menge größerer und kleinerer Körner enthalten. Was zunächst diese »Reservoirs« betrifft, so wäre es denkbar, dass diese Angabe Gottsche's sich auf die Schleimzellen bezieht, die im Thallus von Preissia sich finden. Sie unterscheiden sich von denen von Fegatella nur dadurch, dass sie nicht zu Schleimgängen vereinigt sind, sondern einzeln im Thallusgewebe liegen, womit nicht in Abrede gestellt werden soll, dass in einzelnen Fällen auch Gruppen solcher Schleimzellen sich finden. Wie freilich Gottsche's Angabe zu erklären ist, dass die »Reservoirs« im Herbste voll von Körnern seien, während sich im Frühjahr nur die leere Hülse finde, muss ich dahingestellt sein lassen, und ebenso ist es mir zweifelhaft, ob Gottsche's »Gefässsystem« mit dem unten zu beschreibenden Fasersystem identisch ist. Ich zweifle an dieser Identität vor allem darum, weil das angebliche Gefäßsystem nach Gottsche diaphan sein soll und sich »wunderbar schlängelnd« vielfach verwachse.

Jeder Querschnitt eines Thallus von Preissia commutata zeigt im chlorophyllfreien Gewebe der dickeren Mittelpartie eine Anzahl (auf einem aufs Gerathewohl herausgegriffenen Thallusquerschnitt waren es über 30)[2]) Zellen, die sich von den übrigen auffällig unterscheiden. Einmal nämlich ist der Querschnitt derselben ein meist kleinerer als der der Parenchymzellen, von denen sie umgeben sind, und dann weichen sie von diesen ab durch die Beschaffenheit ihrer Membranen. Diese sind stark verdickt und tief dunkelbraun gefärbt, sie erinnern an die Bilder, welche die sklerotischen Elemente in der Umgebung der Farngefäßbündel darbieten. Es sind diese Zellen über den ganzen Querschnitt zerstreut, einige finden sich unmittelbar unter der Lufthöhlenschicht, andere in der Nähe der Bauchseite des Thallus, am zahlreichsten sind sie in der mittleren Partie des chlorophyllfreien Gewebes. Meist liegen sie isolirt in demselben, zuweilen jedoch sieht man auf dem Querschnitt auch zwei, sehr selten drei neben einander. Eine bestimmte Anordnung ist nicht erkennbar, annähernd kann man sagen,

1) Gottsche, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Haplomitrium Hookeri. Nova acta Leop. Carol. XX, p. II, 1843, pag. 291.

2) Die Anzahl wechselt übrigens sehr, bei Exemplaren von feuchteren Standorten scheint sie geringer zu sein, als an solchen von trockenen.

Digitized by Google

dass sich die erwähnten Elemente in der Oberfläche des Thallus parallele Reihen gruppiren, doch tritt dies der Isolirtheit der einzelnen Elemente halber nur wenig hervor. Die Gestalt derselben lässt sich auf Flächenschnitten, oder noch einfacher nach Maceration des Thallus leicht erkennen. Die letztere wird am raschesten durch die Einwirkung concentrirter Schwefelsäure erreicht, welche die Parenchymzellen rasch, die braungefärbten, sklerotischen Elemente dagegen erst nach längerer Einwirkung auflöst. Es zeigt sich, dass die letzteren als Fasern zu bezeichnen sind. Sie sind nämlich meist sehr langgestreckt und übertreffen die sie begleitenden Parenchymzellen um das 4 bis 5fache, doch kommen auch kürzere sklerotische Zellen vor. Sie verlaufen nicht isolirt im Thallusgewebe, sondern bilden in der Längslinie desselben sich continuirlich erstreckende Züge. Die Endigungen der einzelnen Zellen sind nämlich zugespitzt und legen sich nach Art der Bastzellen an einander an. Da wo die gestreckten Parenchymzellen, welche die Faserzüge begleiten, sich mit ihren Transversalwänden an die letzteren ansetzen, zeigt die Außenwand derselben eine kleine Spitze. Fasern mit quer abgesetzten Transversalwänden finden sich nicht häufig, die meisten haben, wie schon erwähnt, die Gestalt von Bastzellen. Die Zellwände sind sehr verdickt, das Zelllumen eng, Tüpfel besitzen die Wände nicht. Bei Behandlung mit Schulze'schem Macerationsgemisch verschwindet durch die Einwirkung der Salpetersäure die rothbraune Färbung der Wand, und diese zeigt sich dann deutlich geschichtet. Die chemische Beschaffenheit derselben habe ich nicht untersucht. Was den Inhalt betrifft, so ist vor Allem zu bemerken, dass Stärke, die sich sonst in den Parenchymzellen sehr reichlich findet, nie einen Bestandtheil desselben ausmacht. Es besteht derselbe vielmehr aus einem feinkörnigen Plasmabeleg, der offenbar im Schwinden begriffen ist.

Die Anlage dieser Faserzüge lässt sich im Vegetationspunkt nicht soweit nach rückwärts verfolgen, wie die der Schleimgänge von Fegatella, da die charakteristischen Eigenschaften der Faserzüge sich ziemlich langsam herausbilden. An gestreckten, mit rechtwinklig stehenden Transversalwänden versehenen Parenchymzellen wird zuerst eine Verdickung der Membran sichtbar. Dieselbe nimmt dann zuerst einen leicht gelblichen Ton an, der sich allmählich zu der erwähnten dunklen Färbung umgestaltet. Zugleich schieben sich die Enden zweier in der Längsrichtung hinter einander liegender Zellen an einander vorbei, womit das oben erwähnte Ansatzverhältniss zweier consecutiver Fasern gegeben ist.

Es besitzt also Preissia commutata nach dem Obigen außer vereinzelten Schleimzellen ein Skelet von isolirt im Parenchym verlaufenden Faserzügen. Über die biologische Bedeutung derselben wird sich, ihrem ganzen Verhalten als sklerotische Elemente nach, wohl kaum etwas anderes aussagen lassen, als dass sie in irgend einer Weise der Festigkeit des Thallus dienen, ohne dass sich aus ihrer Anordnung zunächst entnehmen

Digitized by Google

ließe, wie dies im Einzelnen bewirkt wird. — Auch bezüglich des Schleimgangsystemes der Fegatella ist man wohl nur auf Vermuthungen angewiesen. Denn wie bekannt, dient die Schleimbildung jedenfalls sehr verschiedenen Functionen, bei den Archegonien-Antheridien etc. einfach als Sprengmittel — die Antheridien von Riccia z. B. spritzen die Spermatozoïden als Brei hervor — bei der Schleimbildung an Samenschalen dagegen dient der Schleim wohl nur als wasseranziehende Substanz. Eine ähnliche Function desselben ist wohl auch für die genannten Lebermoose wahrscheinlich. Man kann wohl annehmen, dass die Schleimgänge, die hinten, am abgestorbenen Thallusende jedenfalls frei münden, zu Wasserbewegung im Thallus dienen, oder dass sie denselben insofern gegen Austrocknung schützen, als sie bei eintretender Dürre vielleicht im Stande sind, einen Theil ihres Quellungswassers an andere Thalluszellen abzugeben. Das Auftreten von Schleimbildung in den Cacteen [1]) und an den lederartigen Blättern capscher Diosmeen [2]) scheint mir die eben ausgesprochene Vermuthung zu unterstützen.

1) Vgl. de Bary, Vergl. Anatomie pag. 150 u. 151.
2) Ibid. pag. 78.

Digitized by Google

XXIII.

Geschichte der Assimilation und Chlorophyllfunction.

Von

Dr. A. Hansen.

Assimilation nennen wir jenen einen Abschnitt der gesammten Ernährungsvorgänge im Pflanzenkörper, welcher mit der Bildung organischer Substanz aus unorganischen Generatoren beendet ist.

Das Verständnis dieses Abschnittes liefert die Grundlage für dasjenige aller weiteren Ernährungsvorgänge, die wir als Stoffwechsel zusammenfassen. Aber noch eine viel großartigere Beziehung wird durch die Erkenntnis des Assimilationsvorganges aufgedeckt, diejenige, welche zwischen den beiden Reichen organisirter Wesen, zwischen Thier- und Pflanzenwelt, stattfindet. So ist die Klarlegung des Assimilationsprocesses bei den Pflanzen nicht nur eine der wichtigsten Leistungen für die Pflanzenphysiologie, sondern auch für die naturwissenschaftliche Erkenntnis überhaupt von größter Tragweite gewesen.

Diese Worte könnten als Motivirung des Versuches dienen, in den nachfolgenden Blättern die historische Entwicklung unserer Kenntnisse über die Assimilation darzulegen. Dennoch gab nicht diese allgemeine Betrachtung den Anstoß, sondern vielmehr die Thatsache, dass sich in neuester Zeit den erwähnten Vorgängen das Interesse lebhafter zugewendet. Neben dem Fortschritt auf der Bahn der Entdeckungen scheint ein historischer Rückblick umsomehr am Platze, als gerade die Assimilationstheorie mehrmals das Schicksal hatte, durch Nichtbeachtung ihrer Geschichte in ihrem Fortschritt aufgehalten zu werden.

Es ist nöthig, zunächst einige Bemerkungen über die von Sachs in die Pflanzenphysiologie eingeführten Begriffe: »Assimilation« und »Stoffwechsel« vorauszuschicken.[1]

Man weist gerade in unseren Tagen nachdrücklich auf die Analogie der Lebensvorgänge im Thier- und Pflanzenorganismus hin, und es folgt aus der Auffindung solcher Analogien und Identitäten auch die Nöthigung

1) Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen, 1865, p. 18 Anm.

Digitized by Google

der Annahme analoger und identischer Begriffe. So wird auch hier die Frage nahe gelegt, ob es nöthig sei, jene beiden Begriffe anzunehmen, da doch die thierische Ernährungslehre unter den einzigen Begriff des Stoffwechsels ihre Processe subsumirt. Die Thierphysiologie fasst als Stoffwechsel alle Vorgänge der Aufnahme, der Umsetzung und des Verlustes chemischer Verbindungen durch den Thierleib zusammen. Nun ist aber scheinbar die Assimilation nichts weiter als die erste Aufnahme von Stoffen in den Pflanzenkörper, gefolgt von der Bildung des ersten sichtbaren Umwandlungsproduktes. Allein fällt die Assimilation des Kohlenstoffes auch logisch unter eine Kategorie mit der Nahrungsaufnahme durch das Thier, so ist doch der reale und materielle Vorgang der Assimilation nicht zu vergleichen mit der Einleitung des thierischen Stoffwechsels.

Ich halte desshalb den von Pfeffer in seinem Handbuch der Pflanzenphysiologie (I, pag. 180) gemachten Versuch, den Begriff der Assimilation aufzugeben und in den des Stoffwechsels aufgehen zu lassen, für keinen Fortschritt. Es heißt l. c.: »So bedeutungsvoll für die Ernährung der Pflanzen und für den Kreislauf des Stoffes in der Natur die durch Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser ist, so repräsentirt sie doch in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur einen besonderen Modus der Einführung organischer Nahrung in den vegetabilischen Organismus, und es ist wohl zu beachten, dass die Bedeutung und die Verarbeitung der organischen Nährstoffe in principieller Hinsicht dieselbe ist, gleichviel ob diese Stoffe als organische Körper in die Pflanze gelangten oder in dieser aus anorganischen Stoffen geschaffen wurden.« — »Die Analogie der Ernährung, die im Princip gleiche Bedeutung der Nährstoffe und der Nährstoffverarbeitung in Pflanzen und Thieren würde wohl nie verkannt worden sein, wenn stets beachtet wäre, dass die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser nur einer besonderen Art der Nährstoffeinführung in den Organismus entspricht, und dass nur diese Thätigkeit die chlorophyllführenden vor den chlorophyllfreien Pflanzen voraus haben.«

Trotz der entgegengesetzten Absicht Pfeffer's glaube ich kaum, dass man bessere Gründe für die Nothwendigkeit des Assimilationsbegriffes als jene Worte finden kann. Ich glaube nicht gegen die alltäglichste Logik zu verstoßen, wenn ich aus Pfeffer's eigenen Worten den Schluss ziehe: gerade desshalb, weil »die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser einer besonderen Art der Nährstoffeinführung entspricht« und weil »diese Thätigkeit die chlorophyllführenden vor den chlorophyllfreien Pflanzen (und den Thieren) voraushaben«, — desshalb ist für diesen Vorgang auch eine besondere Bezeichnung nothwendig.

Gewiss hat Pfeffer Recht, wenn er eine Ähnlichkeit zwischen der Nahrungsaufnahme des Thieres und dem Assimilationsvorgang findet. Das beiden Vorgängen Gemeinsame ist aber doch nichts weiter als die Auf-

Digitized by Google

nahme von Stoffen in den lebenden Körper. Allein das genügte doch nur, um beide Vorgänge unter eine Rubrik zu classificiren. Das Wesentliche der Processe ist denn doch der Modus der Aufnahme und die Qualität des Aufgenommenen, und beides ist in jedem Falle vom andern grundverschieden. Auch die Athmung ist nichts weiter als eine Aufnahme von Sauerstoff in den Körper, man müsste also mit Pfeffer auch diese als Nahrungsaufnahme bezeichnen und dem Stoffwechsel unterordnen.

Pfeffer selbst kommt übrigens im weiteren Verlauf seiner Darstellung ohne den Ausdruck Assimilation nicht aus und wendet ihn daher selbst an. Es lässt sich aber sehr leicht beweisen, dass gerade, um Pfeffer's Wunsch, eine Analogie der pflanzlicheu und thierischen Ernährungsvorgänge herzustellen, zu realisiren, der Begriff der Assimilation beibehalten werden muss. Denn erst nach Abtrennung der Assimilation restirt ein Complex von Vorgängen, der dem Stoffwechsel der Thiere analog und auch schon von Sachs mit diesem Namen belegt worden ist. Es giebt eben eine Assimilation, eine Bildung von organischer Substanz aus atmosphärischer Kohlensäure und Wasser, nur im Pflanzenreich, einen Stoffwechsel, d. h. eine Umsetzung dieser organischen Substanzen durch den Lebensprocess, im Pflanzen- und Thierreiche.

Es ist also bei aller sonstigen Verwandtschaft in dem Vorgang der Assimilation ein fundamentaler Unterschied zwischen Thier und Pflanze vorhanden. Dass dies, wenn auch nicht ausgesprochen, doch allgemein anerkannt ist, geht daraus hervor, dass man im zweifelhaften Falle sich für die pflanzliche Natur eines niederen Organismus entscheidet, wenn derselbe Chlorophyll besitzt, und dass in diesem Fall z. B. das Merkmal der Bewegung nicht zur Anerkennung als Thier veranlasst. Es scheint mir desshalb nicht zu gewagt, das Vorhandensein von assimilirenden Organen, von Chlorophyll und vor Allem das Vermögen zu assimiliren zur Grenzbestimmung von Thier und Pflanze auf niederer Stufe als Kriterium zu benutzen. Gewiss kommt man damit weiter als mit dem Protistenreich. [1]) Durch Aufstellung dieses Unterschiedes ist durchaus nicht etwa eine Kluft

---

1) Ein Einwand könnte dadurch erhoben werden, dass auch viele niedere Thiere Chlorophyll besitzen. Untersuchungen darüber, ob dieses Chlorophyll den Thieren eigenthümlich und ob dieselben assimiliren, fehlten bisher. Eine Untersuchung von K. Brandt, welche kürzlich erschien (Verhandl. der physiolog. Gesellsch. zu Berlin 1881, Nr. 4 u. 5), ergiebt, dass die grünen Gebilde in jenen Thieren keine Chlorophyllkörner, sondern einzellige grüne Algen sind. Das Auftreten der Algen in den Thieren ist kein zufälliges, sondern es handelt sich, wie Brandt nachweist, um einen der interessantesten Fälle der Symbiose. Die Algen assimiliren und geben an die Thiere assimilirte Stoffe ab. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Thiere auch ohne die Algen leben können, allein es scheint nach Brandt's Angaben die Anpassung schon so stabil geworden zu sein, dass die Thiere meist zu Grunde gehen, wenn man in ihnen die Algen durch Verdunkelung des Culturgefäßes absterben lässt.

Digitized by Google

zwischen Thier und Pflanze entstanden: die Assimilation trennt beide, der Begriff des Stoffwechsels vereinigt beide unter einen Gesichtspunkt.

Die Nothwendigkeit einer scharfen Unterscheidung von Assimilation und Stoffwechsel wird noch deutlicher hervortreten, wenn ich die von Sachs in dem betreffenden Kapitel des Lehrbuches[1]) angeführten Sätze aufnehme:

»1) Die Assimilation geschieht nur in den chlorophyllhaltigen, der Stoffwechsel in sämmtlichen Organen; 2) die Assimilation findet nur unter dem Einflusse des Lichtes statt, der Stoffwechsel ebenso wohl im Finstern; 3) jene ist nothwendig mit Elimination von vielem Sauerstoff verbunden, dieser findet gewöhnlich unter Aufnahme geringer Sauerstoffmengen und unter Aushauchung kleiner Kohlensäurequanta statt; 4) durch die Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanze vermehrt, durch den Stoffwechsel nur die Qualität der assimilirten Stoffe verändert, und gewöhnlich erleiden diese eine Verminderung ihrer Masse, insofern mit der für den Stoffwechsel nöthigen Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure die Zerstörung eines Theiles der organischen, assimilirten Verbindungen nothwendig verbunden ist; 5) die Gewichtszunahme einer chlorophyllhaltigen Pflanze beruht darauf, dass der Gewinn an assimilirter Substanz in den chlorophyllhaltigen Organen während der Zeit der Beleuchtung größer ist als der Verlust an Trockengewicht, der mit Ausathmung von Kohlensäure bei dem Stoffwechsel in allen Organen und zu jeder Zeit der Vegetation verbunden ist; 6) chlorophyllfreie Organe und ganze chlorophyllfreie Pflanzen (Schmarotzer und Humusbewohner) assimiliren nicht, sie nehmen assimilirte Substanzen in sich auf; in ihnen findet nur Stoffwechsel statt, und da dieser mit Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure verbunden ist, so vermindern sie den Gesammtvorrath von assimilirten Stoffen.«

Dass diese beiden Begriffe auseinander zu halten sind, liegt auf der Hand. Scheint es bei morphologischen Betrachtungen schon nothwendig, klare und feststehende Begriffe zu haben, wieviel mehr in der Physiologie. Dort haben wir es mit Formen zu thun, wo die unmittelbare Anschauung leicht über die Richtigkeit des Ausdrucks entscheidet. Ein solcher Vergleich ist in der Physiologie, wo es sich nicht um Formen, sondern um Vorgänge handelt, nicht möglich. Eine Unklarheit oder gar eine Vermischung der Begriffe kann daher hier leicht zum Misverstehen der ihnen zu Grunde liegenden Vorgänge führen. Dies ist bei der Athmung erlebt worden, und ich kann kaum ein schlagenderes Beispiel für das eben Gesagte wählen. Bis zum Jahre 1865 wurden Assimilation und Athmung beide als Tag- und Nacht-Athmung bezeichnet, desshalb, weil beide Vorgänge »Gasaustausch« sind. Die falsche Bezeichnung war ein Hauptgrund der Verhinderung, die

1) IV. Auflage pag. 674.

Digitized by Google

Assimilation richtig zu erkennen. Pfeffer begeht offenbar einen ähnlichen Fehler, wie man ihn damals machte, wenn er jetzt die Assimilation unter die »Ernährung« subsumirt.

Diese Auseinandersetzungen schließend, gehe ich zur Geschichte der Assimilationstheorie über.

Entdeckung der Kohlensäurezersetzung durch Ingenhouss.

Senebier's und Saussure's Untersuchungen.

In der Entwicklung der Wissenschaft wechseln Zeiten höheren geistigen Aufschwunges und erhöhter Leistungsfähigkeit mit Zeiten des Mangels an Beidem wie Berg und Thal der Wellenlinie. Einzelne oder wenige glücklich organisirte Naturen sind es gewöhnlich, welche eine neue Epoche herbeiführen. Von ihren Zeitgenossen oft nicht verstanden, von der nachfolgenden Generation vergessen, leuchten ihre Namen um so glänzender auf den Blättern der Geschichte, und beim Studium derselben schafft die Begegnung mit diesen Geistern herzerfreuende Momente.

Wenn ich der Geschichte der Assimilationstheorie einen bezeichnenden Namen voranstellen soll, so ist es der Name Jan Ingenhouss:

»Es scheint mehr als wahrscheinlich, dass die Gewächse ihre Hauptnahrung von der Zersetzung und der Erzeugung der fixen Luft oder des kohlensauren Gases hernehmen.«

»Ob es gleich nicht zweifelhaft ist, dass die Vegetation einen großen Theil ihrer Nahrung durch die Wurzeln einziehe, so glaube ich doch, dass das größte Geschäft der Ernährung durch die Blätter in der Atmosphäre geschieht.«

Dies sind zwei Sätze aus Ingenhouss' kleinem Buch über Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens. Sie allein sichern ihm für alle Zeiten den Ruhm des Entdeckers der Kohlenstoffassimilation bei den Pflanzen.

Man pflegt bei einer bedeutenden wissenschaftlichen Entdeckung durch einen Forscher sich nach dem Vorgänger desselben umzusehen. Wir können bei Ingenhouss nicht wohl von einem solchen reden. Allerdings waren von zwei Männern zwei Thatsachen, die eine ein Jahrhundert, die andere fünfzig Jahre vor Ingenhouss entdeckt worden, welche in einer Beziehung zu den Hauptpunkten der Kohlensäurezersetzung stehen, allein wir können diese Entdeckungen nicht als vorläufige bezeichnen. Sie waren gemacht und vergessen worden und Niemand hatte einen Nutzen daraus gezogen. Nichts desto weniger sollen sie hier erwähnt werden, einerseits weil richtige Gedanken scharfsinniger Denker der Aufbewahrung werth sind, andererseits um den eben gethanen Ausspruch über dieselben zu bestätigen.

Digitized by Google

Malpighi und Hales waren jene Männer, und das, was sie fanden, wollen wir kurz nach einander betrachten. Die eine der Entdeckungen, von Malpighi herrührend, war die, dass die Blätter Ernährungsorgane der Pflanzen seien. Malpighi sprach diesen Gedanken in seiner »anatomes plantarum idea« 1671 und später in der »Phytotomie« 1674 aus. Er gelangte zu dem Schluss, dass der von den Wurzeln aufgenommene, durch die faserigen Bestandtheile des Holzes aufwärts geleitete, rohe Nahrungssaft erst in den Blättern so verändert werde, dass er zur Unterhaltung des Wachsthums dienen kann. Er motivirt seine Ansicht durch folgende Betrachtung: die Cotyledonen der Pflanzen sind ohne Zweifel Blätter, was besonders beim Kürbis deutlich ist. Nimmt man der Pflanze diese Blätter, so unterbleibt das Wachsthum der Knospe, woraus zu schließen ist, dass dieselbe durch die Cotyledonen ernährt wird. Da nun an der Keimpflanze die Blätter den eben genannten Zweck haben, so wird auch den Blättern überhaupt dieselbe Function zukommen.[1]

Man wird nicht anstehen, den Scharfsinn Malpighi's zu bewundern, der aus der kleinen, anscheinend so unbedeutenden Beobachtung den richtigen Schluss zog. Allein jene Zeit war noch nicht geeignet, diesen Gedanken fruchtbar werden zu lassen. Er reichte nicht einmal aus, die alte aristotelische Ernährungslehre zu erschüttern.

Wie Malpighi's, so hat auch Hales' Gedanke, dass nicht, wie man damals annahm, Erde und Wasser allein der Pflanze ihre Nahrung liefern, sondern dass Luft einen constituirenden Bestandtheil der Pflanzensubstanz ausmache, eine entschiedene Beziehung zur Lehre von der Kohlensäurezersetzung durch die Pflanzen. Hales wurde durch Betrachtung der Zersetzungserscheinungen pflanzlicher Stoffe zu seiner Annahme veranlasst. Bei solchen Zersetzungen werden stets gasförmige Produkte erzeugt, woraus folgt, dass die Luft zu einem großen Theil zur Bildung fester Substanz verbraucht worden sei. Allein auch dieser Gedanke war nur ein Blitz, der, kaum bemerkt, wieder im Dunkel verschwand. Zu gleicher Zeit aber überlieferte Hales die Ansicht Malpighi's über die Bedeutung der Blätter der Vergessenheit, den einzigen existirenden Gedanken, der etwa eine gewisse Garantie bot, auf den Assimilationsvorgang aufmerksam zu werden. Hales, dessen bedeutende Untersuchungen[2] für die Transpirationserscheinung und für die Wasserbewegung im Holz grundlegend geworden, hielt die Blätter ausschließlich für Transpirationsorgane und beachtete Malpighi's Ansicht nicht. Die Autorität des berühmten Hales reichte hin, auch für die folgende Zeit keine andere Meinung aufkommen zu lassen. Nichts half es dem trefflichen Chr. Wolff, dass er es sich angelegen sein ließ, Mal-

1) Sachs, Geschichte der Botanik, pag. 495. Für die älteste Literatur ist diese grundlegende Arbeit als Anhalt benutzt worden.

2) Hales, Statical essays, 1727.

Digitized by Google

PIGHI's Anschauungen zu erhalten und zu verbreiten, sowie durch eigene Versuche zu stützen.[1] Aber nicht lange währte es und es dachte auch Niemand mehr an HALES' Ausspruch, die Luft sei ein Bestandtheil der Pflanzen, und damit war man wieder in den Urzustand zurückgesunken.

Nach HALES fand kein Fortschritt statt, es hob eine Periode der vollkommenen Sterilität an, in welcher kein neuer Gedanke auftauchte. Aber auch die alten wurden nicht gepflegt, da das Verständnis für dieselben fehlte. Wurden MALPIGHI's und HALES' Werke auch noch gelesen, so machte man sich doch die Errungenschaften dieser Männer durch Wiederholung ihrer Versuche nicht zu eigen. Bald paarte sich Unwissenheit mit Mangel an Urtheil, und was dabei herauskam, kann man sich sagen, ohne die confusen Vorstellungen und die unwissenschaftliche Methode in den fünfzig Jahren von HALES bis auf INGENHOUSS zu verfolgen. Dennoch wird der Leser vielleicht den Wunsch und das Bedürfnis nach einem Beleg für die Berechtigung dieser Verurtheilung eines halben Jahrhunderts empfinden. Ich werde desshalb zur Illustration des Gesagten den berühmtesten Physiologen als Symbol jener Zeit vorführen und bei der Gelegenheit auch gleichzeitig mit ihm persönlich Abrechnung halten.

BONNET war dieser berühmte Mann, BONNET, dessen Gedankenlosigkeit nicht einmal originell war, sondern der sich eine der unsinnigsten Meinungen, die je in einem Menschenhirn entsprungen, von dem Genfer Professor der Philosophie und Mathematik, CALANDRINI, aufschwatzen ließ und seinen Fund mit Jauchzen der Welt verkündete. Diese CALANDRINI'sche »Idee« entsprang aus dessen Wahrnehmung, dass die Blätter eine verschiedene Ober- und Unterseite haben, und bestand in der Meinung, die Unterseite der Blätter diene dazu, den von der Erde aufsteigenden (!) Thau aufzusaugen.[2]

Da man doch damals schon wusste, dass der Thau nicht aufsteigt, sondern zur Erde niederfällt, so ist diese Hypothese CALANDRINI's schon so absurd, dass nur ein inferiorer Geist im Stande war, dieselbe zu bewundern. Dennoch verdient dieser letztere größere Bewunderung selbst, wegen seiner Consequenz, mit der er emsig an die Arbeit ging, den Nonsens CALANDRINI's experimentell zu beweisen. Die Anstellung der Experimente ist der Hypothese vollkommen angemessen, und da BONNET aus seinen Versuchen, wo es nur irgend anging, falsche Schlüsse zog, so mag man sich eine Vorstellung davon machen, was schließlich für eine Composition resultirte. Dieselbe erschien im Jahre 1754 in dem sauberen Gewande eines stattlichen Buches, geziert mit zahlreichen Tafeln, welche

---

1) CHR. WOLFF, Vernünftige Gedanken von den Wirkungen der Natur, 1723.

2) BONNET, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes, 1754. Deutsch von C. ARNOLD. Nürnberg 1762, p. 2.

Digitized by Google

ein ganz »physiologisches« Ansehen haben, da auf ihnen allerlei Wassergefäße mit Blättern und Zweigen in zierlichen Krümmungen und Stellungen zu sehen sind. Vielleicht hat dieser Schauapparat dazu beigetragen, Bonnet bei seinen Zeitgenossen in den Rang eines Physiologen zu erheben, denn er wurde in der That durch sein Buch ein berühmter Mann, vor dem sich selbst Duhamel verneigte. Zu bewundern ist jedoch, dass Bonnet nicht nur bis auf den heutigen Tag citirt, sondern ihm auch ein gewisses Verdienst um die Wissenschaft zum Schaden dieser zugeschrieben wird. Ich möchte desshalb die Gelegenheit benutzen, um kurz auf die Unrichtigkeit dieser Meinung hinzuweisen. Erst wenn eine Geschichte der falschen Propheten in der Wissenschaft geschrieben werden wird, dann wird Bonnet zu Ehren gelangen, denn er wird in erster Reihe mit aufmarschiren. Beweise für diese Behauptungen etwa durch Auszüge aus Bonnet's Werk beizubringen, würde von dem hier zu behandelnden Thema zu sehr ablenken. Einige Blicke in das Buch werden Jedermann selbst überzeugen, vor einer größeren Vertiefung in dasselbe ist jedoch wegen der möglichen Schädigung der geistigen Kräfte zu warnen. Ich will nur eine Leistung Bonnet's hier anführen, schon um den Irrthum zu nehmen, als sei derselbe gar ein Vorläufer von Ingenhouss.

Bonnet bemerkte nämlich, als er im Wasser liegende grüne Blätter in der Sonne stehen ließ, dass von den Flächen jener Blätter Blasen aufstiegen, beim Eintritt der Dunkelheit hörte diese Blasenbildung auf. Sie entstanden nur in frischem Wasser, nicht in abgestandenem oder ausgekochtem. Bonnet sagt l. c. p. 16, anfangs habe er gemeint, die Blasenausscheidung sei eine Art Athemholen der Blätter, aber dann »änderte er seine Gedanken« und glaubte, die Blasen seien Luft, welche die Pflanzen aus dem Wasser, welches sie einsaugen, abgeschieden hätten. Diese Meinung bestätigte sich nun nicht, denn aus luftleer gemachtem Wasser schieden die Blätter keine Blasen ab. Statt nun wieder seine erste Muthmaßung genauer zu prüfen, kommt er plötzlich auf einen neuen Gedanken: er glaubt, dass die Luftblasen nur von der Luft herrühren, welche den Blättern adhärirt. So nahe der Entdeckung der Gasausscheidung durch grüne Pflanzen im Sonnenlicht, kommt Bonnet [1]) zu dem Endresultat:

»Man sieht hieraus, was es mit den Blasen bei meinen ersten Versuchen für eine Bewandtnis hat. Sie beweisen bloß, dass die Luft stark an dem Äußern der Pflanze anhängt und insbesondere an der Unterseite ihrer Blätter. Die Luft bildet, wenn sie durch die Sonnenhitze ausgedehnt und von dem sie umgebenden Wasser von allen Seiten gedrückt wird, Blasen, deren Anzahl und Größe von der Menge der Luft, welche sich an verschiedenen Punkten der Oberfläche der Zweige und Blätter angehängt hat, und von dem Grade der Wärme abhängt, welcher auf diese Luft wirkt. Die Blasen

1) Bonnet l. c. pag. 19.

Digitized by Google

verschwinden bei einbrechender Nacht, weil die Luft, wenn es alsdann kühl wird, sich zusammenzieht und keine merklichen Blasen bildet.«

Dies genügt zur Charakterisirung der Jahre und der Wissenschaft unmittelbar vor Ingenhouss. Die heraufziehende neue Zeit musste also ganz unvermittelt die Entdeckung der Kohlensäurezersetzung durch die Pflanzen bringen. Ich wende mich jetzt dieser Zeit zu, den Jahren 1779—1804, welche auch durch die großen Entdeckungen in anderen Wissenschaften ewig unvergesslich bleiben werden.

Ingenhouss ist, wie ich schon oben erwähnte, der Entdecker der Thatsache, dass der gesammte Kohlenstoff der Pflanzensubstanz aus der Kohlensäure der Atmosphäre stammt, und dass diese Assimilation nur im Sonnenlicht, unter Aushauchung von Sauerstoff, vor sich geht. Damit hat er Alles geleistet, was mit Herbeiziehung des Wissensschatzes jener Zeit zu leisten war.

Seine ersten Versuche veröffentlichte Ingenhouss im Jahre 1779 in dem »Essay upon vegetables«.[1] Dieselben erwiesen zunächst nur, dass Pflanzen unter dem Einfluss des Sonnenlichtes die Luft verbesserten, d. h. respirabler machten, indem sie reichliche Mengen dephlogistirter Luft, wie Priestley den Sauerstoff genannt, aushauchten. Auf diesen Versuchen basirt die zusammenfassende Vorstellung, welche Ingenhouss in seinem kleinen Buche: »Über Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens«[2] giebt.

Das Buch enthält die vollständige Darlegung der Kohlensäurezersetzung durch die Pflanze. Frei von allem unnöthigen Beiwerk, durch welches manche Autoren jener Zeit das wenige Gute in ihren bändereichen Werken fast ersticken, wird auf circa 150 Octavseiten ein so klares Bild in einer Form entrollt, welche, würdig dem Inhalte, das Büchlein zu einem classischen macht. Einige Auszüge werden am besten dafür Zeugnis ablegen.

Gleich auf den ersten Seiten werden ganz andere Gedanken über die Pflanzenernährung ausgesprochen, als die Aristoteliker sie hegten:

»Da die Pflanzen nur mit zwei Substanzen in Verbindung stehen, mit der Erde und der Atmosphäre, so muss ihre Nahrung entweder von der einen oder von der anderen oder von beiden zugleich kommen.[3]

Als Beweis führt Ingenhouss einige allgemein bekannte Thatsachen über das Pflanzenleben an[4]. Allerdings sind dieselben nicht stichhaltig. Allein wenn auch Ingenhouss' Gründe, durch welche er die herrschende

1) Deutsch unter dem Titel: Versuche mit Pflanzen, 1780.

2) Ingenhouss, Über Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens. Aus dem Englischen übersetzt von G. Fischer. Das Original erschien 1796, die deutsche Übersetzung 1798. Letztere ist hier zu Grunde gelegt.

3) Ingenhouss, Ernährung der Pflanzen etc., pag. 49.

4) l. c. pag. 49 und 50.

Digitized by Google

Annahme, dass Erde und Wasser den Pflanzen die Nährstoffe liefern, widerlegen wollte, nicht ausreichten, so ist der Versuch der Widerlegung durchaus berechtigt und eine That. Die Aristoteliker hatten für ihre Lehre nie einen Beweis gebracht und glaubten einen solchen nicht nöthig zu haben. Die Unvollkommenheit von Ingenhouss' Beweisführung raubt ihm nicht ein Pünktchen von seinem Ruhm, im Gegensatz zu den Aristotelikern erscheint er durch seinen Versuch, nichts ohne Gründe zu behaupten, als wissenschaftlicher Forscher. Der Beweis, dass Ingenhouss richtig dachte, liegt in den Anfangsworten seines Buches »Über Ernährung der Pflanzen«, worin er sagt: »Der sicherste Weg, die wahre Nahrung organischer Körper zu entdecken, ist unstreitig der, welcher uns zur Untersuchung einer Substanz führt, ohne welche dieselben nicht gedeihen können und welche allein hinlänglich ist, ihr Leben zu erhalten«.

Ingenhouss' Ausspruch, dass die Pflanzen aus der Atmosphäre ihre Nahrung ziehen, war eben noch keine feststehende Thatsache, es war eine geniale Hypothese, deren Begründung nicht sofort bei ihrer Kundgebung vorhanden war. Aufgabe der Naturwissenschaft war es eben, Beweise dafür zu bringen, die unumstößlich waren, oder die Hypothese zu widerlegen.

Nach seiner Meinung hatte Ingenhouss nachgewiesen, dass Erde und Wasser die Nahrung der Pflanzen nicht bildeten. Somit blieb nur die Luft als Quelle der Nahrung übrig. Auch für die Überzeugung, dass die Luft die wirkliche Quelle der Ernährung sei, sucht Ingenhouss nach positiven Beweisen. Zum zweiten Mal sind seine Gründe ungenügend, wenn er sagt: »Luftzufuhr haben alle Pflanzen unbedingt nöthig; denn eine Pflanze, welche im luftleeren Raume keimt, stirbt bald und stirbt in allen Gasarten, in welchen Thiere nicht leben können — wie z. B. in kohlensaurem, brennbarem [1]) Gas, phlogistischer Luft oder Azot«.

Dass eine Pflanze im luftleeren Raume stirbt, war nur ein Beweis für die Behauptung der »unbedingten Nothwendigkeit« der Luft. Nicht aber lag darin der Beweis, dass diese Luft den Pflanzen Nahrung liefere, was Ingenhouss nachzuweisen die Absicht hatte.

In diesem zuletzt citirten Satze widerlegt Ingenhouss aber zugleich die gegentheiligen Behauptungen Priestley's und Scheele's, dass nämlich Pflanzen in für Thiere irrespirablen Luftarten leben könnten. Priestley hatte, wie bekannt, auch Pflanzen zu seinen Versuchen über die Veränderung der Luft in abgeschlossenen Räumen verwendet. Er hatte schon vor Ingenhouss entdeckt, dass die Pflanzen die Fähigkeit haben, schlechte Luft zu verbessern, d. h. respirabel zu machen. Durch einen Widerspruch Scheele's [2]) in seiner Ansicht schwankend geworden, wiederholte Priestley

1) Wasserstoff.

2) Scheele entdeckte, dass die Pflanzen die Luft verschlechterten.

Digitized by Google

seine Versuche 1778 und gab nun an, dass die Vegetation bald eine verbessernde, bald eine verschlechternde Wirkung auf die Luft äußere. Es sei dies zwar ein Widerspruch, dessen Ursache er jedoch nicht aufklären könne (Priestley, on airs. Vol. IV. 1779).

Natürlich ist heute klar, dass Priestley die Sauerstoffabscheidung bei der Assimilation, Scheele aber die Kohlensäureausathmung beobachtet hatte. Priestley gelang es, sich von dem Vorhandensein beider Vorgänge zu überzeugen, allein er wusste keinen Ausweg aus diesen widersprechenden Thatsachen zu finden. Die Beobachtung der Sauerstoffexhalation machte Priestley namentlich auch an seiner »grünen Materie«. Er bemerkte nämlich, dass Quellwasser, welches eine Zeit lang an der Sonne gestanden, einen häutigen, grünen Bodensatz bilde, der im Sonnenlicht »sehr reine Luft« aushauche. Priestley behauptete, die Substanz des Bodensatzes sei weder vegetabilisch, noch animalisch, sondern eine Substanz eigener Art, welche er grüne Materie nannte. Die wahre Grundlage dieser Materie und der Vorgang, den man sah, machte den Forschern viel Kopfzerbrechen. Priestley wusste anfangs nichts damit anzufangen, erklärte aber die Substanz später für Conferven. Ingenhouss hielt sie, wie aus seinen »Versuchen« hervorgeht, für Pflanzen, später, als er die grüne Materie genauer mikroskopisch untersuchte, fand er eine lebhafte Bewegung der Algenzellen und glaubte desshalb, er habe ein thierisches Leben vor sich. [1]

Was nun die von Priestley beobachtete Thatsache der Luftverbesserung und Luftverschlechterung durch Pflanzen anbetrifft, so kam er aus dem Widerspruch nicht heraus, was er auch 1779 offen erklärte.

Ingenhouss hatte nun schon 1779 den wahren Sachverhalt entdeckt. Er hatte feststellen können, dass der scheinbare Widerspruch, den Priestley nicht lösen konnte, nur dadurch entstanden, dass zwei gänzlich von einander verschiedene Vorgänge vermengt worden seien, nach der Trennung dieser Vorgänge löse sich der Widerspruch von selbst. Dieser Beweis wird in dem »Essay upon vegetables« 1779 geliefert.

Dies Buch ist ein glänzendes Zeugnis dafür, was ein bedeutender Geist mit ungenügenden Mitteln schafft. Die Chemie der Gase lag noch ganz im Argen. Das Phlogiston herrschte noch unbeschränkt in den Köpfen der Forscher. Dennoch konnte Ingenhouss durch seine mit bewundernswerther wissenschaftlicher Selbstkritik angestellten sorgfältigen Versuche feststellen: dass die Pflanzen unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen die aus der Atmosphäre aufgenommene Luft in dephlogistirte Luft (Sauerstoff) verwandeln und zur Unterhaltung des thierischen Lebens geschickter machen; dass die Pflanzen in der Dunkelheit oder im Schatten statt der dephlogistirten Luft schädliche Luft (Kohlensäure) aushauchen. Nur Blätter

1) Ingenhouss, Ernährung der Pflanzen, Anm. 4.

Digitized by Google

geben dephlogistirte Luft, Wurzeln, Blüthen, Früchte dagegen auch im Sonnenlicht schlechte Luft.

Wer von den Mitlebenden schaut nicht voll Bewunderung zu diesem Manne empor, der in jener Zeit eine Entdeckung machte, die heute, mit unserer ganzen wissenschaftlichen Bildung, mit allen Hilfsmitteln unserer Versuchstechnik ausgeführt, eine große genannt werden würde. Man sieht, dass nichts weiter fehlte, um die Assimilation und Athmung zu unterscheiden, als die chemische Charakteristik und die Namen der Gase. Um die Assimilation vollständig begreifen zu können, fehlte allerdings noch die Entdeckung der Kohlensäurezersetzung. Zur Ergänzung bewies Ingenhouss noch, dass die dephlogistirte Luft nicht aus dem Wasser stamme, auch nicht in diesem reinen Zustande in den Blättern befindlich sei, sondern von ihnen erst dann ausgesondert werde, nachdem sie vorher eine Art Reinigung oder Verwandlung erfahren habe.

Dies sind die Ergebnisse der 1778 angestellten, im folgenden Jahre veröffentlichten Versuche. Sie führen zunächst in die Denkweise Ingenhouss' ein und geben uns das Vertrauen in seine wissenschaftliche Methode.

Von der physiologischen Bedeutnng der beobachteten Vorgänge ist noch nichts gesagt. Ingenhouss schließt, dass die Pflanzen die wichtige Rolle einer Verbesserung der durch das Athmen der Thiere verdorbenen Luft übernähmen und so ihren Platz im Universum ausfüllten. Welche Bedeutung die Erscheinung für die Pflanze selbst habe, blieb noch unberücksichtigt. Dies war nun die nächste Frage, die Ingenhouss stellen musste und stellte. Doch war ihre Beantwortung abhängig von dem Stande der chemischen Kenntnisse über die Natur der Gase. Glücklicherweise erlebte Ingenhouss den Umschwung in der Chemie, und damit war auch die Erkenntnis der Kohlenstoffassimilation ermöglicht.

Als Ingenhouss 1779 seine Versuche publicirte, war die chemische Zusammensetzung der Luft und der Kohlensäure noch nicht entdeckt. Nun kamen aber Schlag auf Schlag die Entdeckungen Lavoisier's; die Zusammensetzung des Wassers, der Luft, der Kohlensäure ist am Tage und jetzt wird auch Ingenhouss Alles klar, was er früher nicht streng wissenschaftlich begründen konnte. Jetzt erst änderte sich die Meinung und der Ausspruch, die Pflanze ernähre sich von der Luft, in den richtigen Satz, die Pflanze ernährt sich durch die Aufnahme der Kohlensäure aus der Luft. Er schreibt darüber selbst Folgendes: »Wie ich 1779 die Entdeckung machte, dass alle Vegetabilien die gemeine Luft bei der Nacht zersetzen und einen Theil davon in Kohlensäure umwandeln, und aus diesen und anderen Thatsachen den Schluss zog, dass die Pflanzen die Kohlensäure absorbiren und zu ihrer Nahrung verwenden, da war das neue System der Chemie noch nicht öffentlich vorgetragen und, unbekannt mit allen Schönheiten desselben, war ich nicht im Stande, diese Thatsachen auf eine eigene

Digitized by Google

Theorie zurückzuführen. Aber seitdem wir die Analysen des Wassers und der Luft kennen, so ist es weit leichter geworden, die Erscheinungen der Vegetation zu erklären. Da es jetzt ausgemacht ist, dass fixe Luft oder Kohlensäure aus Sauerstoff, dem der Wärmestoff entzogen [1], und Kohlenstoff besteht, so ist es nicht schwer, einzusehen, wie Pflanzen sich ihre eigene Nahrung bereiten, indem sie Kohlensäure erzeugen, vorausgesetzt, dass es ausgemacht sei, dass Kohlenstoff die Hauptnahrung der Pflanzen ausmache. [2]

Die Beweise für diese letzten Behauptungen zu bringen, ist die Hauptaufgabe von Ingenhouss' »Ernährung der Pflanzen«. Damit ist denn auch die Hauptsache bei der ganzen Assimilation, die Aufnahme des Kohlenstoffs aus der Kohlensäure und seine Verwendung zur Bildung von pflanzlicher Substanz erkannt. So ist denn Ingenhouss im Stande, sich eine zusammenhängende Vorstellung von der Assimilation zu bilden, die ich in folgenden Zeilen, zum Theil mit seinen eigenen Worten, wiedergebe.

1) Grüne Sprosse und Blätter hauchen im Sonnenlicht Sauerstoff aus, im Dunkeln Kohlensäure, Wurzeln, Blüten und Früchte, also nicht grüne Theile, geben im Licht wie im Dunkeln nur Kohlensäure ab. Der Vorgang, sagt Ingenhouss, ist folgendermaßen zu erklären: »Von der Kohlensäure absorbirt die Pflanze bei Nacht und im Schatten den Sauerstoff, im Sonnenlicht hingegen den Kohlenstoff, indem dieselbe zu dieser Zeit den Sauerstoff allein aushaucht und den Kohlenstoff sich als Nahrungsmittel aneignet«. [3]

Wie man sieht, ist zwar die Auffassung der Kohlenstoffaufnahme richtig, ein Fehler dagegen steckt in der Vorstellung über die Sauerstoffaufnahme in der Dunkelheit. Ingenhouss glaubt, der Sauerstoff, den die Pflanze aufnimmt, stamme auch aus der Kohlensäure.

2) Zweck dieser Thätigkeit ist, den Kohlenstoff der Kohlensäure zu assimiliren: »Da die Kohlensäure aus Oxygen und Kohlenstoff besteht, nehmen die Pflanzen von jenen zwei Principien ihre Hauptbestandtheile her, die wir in ihnen finden, ihre Säuren, ihre Öle, ihren Schleim u. s. w. Diese Stoffe werden zugleich mit dem aus der atmosphärischen Luft absorbirten Azot in ihren Organen ausgearbeitet, verschiedentlich modificirt und verbunden, auf eine ähnliche und nicht minder unbegreifliche Weise als in den wundervollen Processen, welche wir in dem thierischen Körper beobachten«. [4]

3) Die Aufnahme der Kohlensäure geschieht durch die Blätter, nicht

---

1) Lavoisier glaubte, da bei vielen Verbrennungen eine bedeutende Erhitzung stattfand, dass der Sauerstoff aus dem eigentlichen säurebildenden Princip und aus Wärmestoff bestehe, bei einer Oxydation ginge nur der eigentliche Sauerstoff in die Verbindung über, der Wärmestoff würde frei.

2) J. Ingenhouss, Über Ernährung der Pflanzen, pag. 75.

3) l. c. pag. 78. 4) l. c. pag. 66.

Digitized by Google

durch die Wurzeln: »Ob es gleich nicht zweifelhaft ist, dass die Vegetation einen großen Theil ihrer Nahrung durch die Wurzeln einziehe, so glaube ich doch, dass das größte Geschäft der Ernährung durch die Blätter in der Atmosphäre geschieht. Bringt man eine Pflanze unter eine Glocke und ihre Wurzeln in eine Flasche Wasser, so stirbt sie, wenn die Glocke durch die Luftpumpe luftleer gemacht wird. Sie wird eben auch eingehen, wenn sie, statt in einer athembaren Luft zu stehen, in ein Gas gesetzt wird, welches den Thieren schädlich ist; wären die Wurzeln die wahren Ernährungsorgane der Pflanze, so würde ihr Leben in allen diesen Luftarten ausdauern.«

Die Begründung seiner Behauptung ist, wie ich oben schon sagte, sehr anfechtbar.

4) Die nöthige Kohlensäure wird durch die Pflanzen selbst erzeugt, zum Theil wird sie auch vom Boden geliefert.

Die Vorstellung, welche Ingenhouss von diesem Ersatz der durch die Assimilation verbrauchten Kohlensäure hat, bedarf der Erläuterung, da sie, wenn auch nicht ganz falsch, doch sehr unvollkommen ist. Seine Ansicht findet sich in verschiedenen Kapiteln des oft genannten Buches kurz angedeutet, ausführlicher in § 31 desselben entwickelt.

Er nimmt an, dass die Pflanzen sich ihre Kohlensäure selbst bereiten, indem Blüthen und Wurzeln Tag und Nacht, Blätter Nachts allein Kohlensäure aushauchen. Das wäre natürlich ein perpetuum mobile. Ingenhouss drückt sich auch über diese Vorgänge häufig nicht ganz klar aus, indem er sagt, die Pflanzen zersetzten die Luft, um Kohlensäure daraus zu bilden. Trotz des nicht ganz genügenden Ausdruckes ist seine Vorstellung eine richtige, denn er meint mit der Zersetzung der Luft die Thatsache, dass die Pflanzen aus der Luft den einen Bestandtheil, den Sauerstoff, aufnehmen und dieser, sich mit dem Kohlenstoff der Pflanzensubstanz verbindend, Kohlensäure liefere. Da die Luft keine chemische Verbindung, wie man noch in den dreissiger Jahren zum Theil glaubte, sondern nur ein Gemenge ist, so ist der Ausdruck Zersetzung für uns nicht zutreffend. Die trotzdem richtige Anschauung Ingenhouss' geht unmittelbar aus § 31 der »Ernährung« hervor. Er theilt hier auch seine Ansicht mit, dass der Boden die Atmosphäre mit kohlensaurem Gas wieder bereichere, da seine Versuche ergaben, dass der Boden ohne den Beistand einer Pflanze Kohlensäure erzeuge. Der Boden ziehe nämlich ununterbrochen das allgemeine und säurebildende Princip (d. h. den Sauerstoff) aus der Luft und wandle es in Kohlensäure um, indem der Boden selbst den Kohlenstoff dazu bringe, an welchem es im Boden nie fehlt. Man sieht, dass Ingenhouss die chemischen Vorgänge durchaus verständlich waren und er nur statt des Ausdruckes »Verbindung« oder »Umsetzung« den alten »Umwandlung« gebraucht.

Aus verschiedenen Kapiteln des viel citirten Werkes von Ingenhouss geht aufs Deutlichste hervor, dass seine Vorstellungen über die Aneignung

Digitized by Google

des Kohlenstoffs nicht unvollkommener waren als die unsrigen, wenn er auch noch keine Structurformeln hatte. Dass das kohlensaure Gas in die Substanz des Pflanzenkörpers umgewandelt werde, scheint ihm nicht wunderbarer, als dass vom thierischen Körper aufgenommene Nahrung in Fleisch und Blut sich umsetze, oder als es schwerer sei zu glauben, dass eine luftförmige Flüssigkeit, die Kohlensäure, $^{40}/_{100}$ des festen Kalkgesteins ausmache.

Dies ist für den gegenwärtigen Zweck das Wichtigste aus dem an Beobachtungen und Betrachtungen noch reichen Buche.

Die Assimilation ist entdeckt, sogar Assimilation und Athmung unterschieden, wenn auch der letztere Vorgang noch nicht begrifflich und von der Assimilation getrennt. Der Vorgang der Athmung bedurfte allerdings auch noch einer genaueren Erforschung.

Unbedingt angenommen wurden Ingenhouss' Ansichten nicht. Es ist dies ja auch nicht zu verwundern, denn wenn die für uns feststehende Thatsache der Kohlenstoffassimilation aus der Kohlensäure nichts Absonderliches mehr hat, der damaligen Zeit konnte eine solche Ansicht durchaus nicht so plausibel erscheinen. Eben desshalb ist Ingenhouss' Entdeckung ja für uns so bewunderungswürdig.

Es war namentlich der Pariser Chemiker Hassenfratz, welcher zwar den Kohlenstoff als Nahrung der Pflanzen gelten ließ, aber auch glaubte, derselbe werde als solcher von den Pflanzen aufgenommen, und zwar durch die Wurzeln. Kohlensäure sei kein Nahrungsmittel der Pflanzen und werde von denselben nicht zersetzt. [1]) Ingenhouss konnte diese Behauptungen leicht widerlegen.

Ingenhouss war sich der Schwierigkeit, seine Theorie zu behaupten, wohl bewusst. Er hatte nämlich an dem leidigen Ausspruch Lavoisier's, die atmosphärische Luft enthalte keine Kohlensäure, einen gewichtigen Einwand zu bekämpfen. Er sagt darüber p. 144 der »Ernährung«: »Ich glaube in dem vorhergehenden Theil dieser Abhandlung durch Facta hinlänglich bewiesen zu haben, dass nicht bloß die Vegetation, sondern auch selbst der Boden ein Vermögen habe, die Kohlensäure abzusondern; ungeachtet die französischen Chemiker versichern, dass die gemeine Luft gar keine Kohlensäure enthalte, wovon man indes bei dem ewigen Wechsel der Stoffe, bei der Zahl neuer Bindungen, Mischungen, Umhüllungen und Affinitäten, welche ununterbrochen in der belebten und unbelebten Welt vorgehen, nicht leicht Rechenschaft ablegen kann«. Pag. 79 fügt er über den von den Chemikern geleugneten Kohlensäuregehalt der Luft hinzu: »Ob diese Thatsachen einen Fehler im neuen System (der Chemie) ahnen lassen, mag ein besserer Richter als ich entscheiden«.

Welch' eine Sicherheit geht aus diesen Worten hervor! Ingenhouss

---

1) Annales de chimie, 1792.

Digitized by Google

weiß, dass er genau beobachtet hat, dass der Widerspruch nur durch eine Unvollkommenheit in den Meinungen der Chemiker bedingt sein kann. »Es lag damals«, sagt Sachs, »eine gewisse Kühnheit, ein großes Vertrauen auf die einmal gewonnene Überzeugung in diesen Äußerungen von Ingenhouss, da der Kohlensäuregehalt der Luft noch wenig beobachtet und quantitativ noch gar nicht sichergestellt war, die relativ kleinen Quantitäten der atmosphärischen Kohlensäure aber manchen Andern gewiss davon abgeschreckt hätten, in ihnen das Reservoir der ungeheuren Kohlenstoffmengen zu suchen, welche die Pflanzen in sich anhäufen«.

Aber nicht weniger als seine geniale Phantasie muss uns der überlegene Verstand Ingenhouss' imponiren. Ingenhouss verstand nicht nur sogleich die kaum entdeckten, umwälzenden Ansichten des großen Lavoisier, welcher bei seinen Fachgenossen noch vergeblich nach Verständnis suchte, sondern wusste dieselben sogleich zur fruchtbaren Erklärung bisher nicht erklärbarer Thatsachen der Physiologie anzuwenden. Es tritt hier der gewaltige Unterschied zwischen Priestley, dem rastlosen Entdecker einzelner neuen Thatsachen, und Ingenhouss, dem zusammenfassenden Denker, recht hervor. Priestley konnte finden, aber mit seinen Entdeckungen nichts weiter machen, war er doch nicht einmal im Stande, seiner »dephlogistirten Luft« selbst einen Namen zu geben, die erst Lavoisier taufen musste.

Die Nothwendigkeit des Lichtes für die Assimilation hatte Ingenhouss schon in seinen ersten Versuchen hervorgehoben.[1] Er bewies durch Experimente, dass die Bildung der dephlogistirten Luft nicht durch die Wärme bedingt, sondern einzig und allein dem Lichte zuzuschreiben sei. In seiner »Ernährung« hat er eine andere Meinung ausgesprochen, zu welcher er durch Versuche über Keimung im Licht kam. Ingenhouss glaubte eine Schädigung der jungen Pflanze durch das Licht constatiren zu müssen, betont aber, dass dies nur in der Jugend der Fall sei; später, wenn die Pflanze kräftiger würde, werde auch das Licht immer wohlthätiger für dieselbe.[2] Seltsamerweise hat sich diese Vorstellung von einer Schädlichkeit des Lichtes namentlich für junge Pflanzen bis in die neuere Zeit erhalten.

Ein genaueres Eingehen auf die Bedeutung des Lichts für die Kohlensäurezersetzung ist die Aufgabe, welche sich Senebier gestellt hatte; er förderte in dieser Hinsicht neue und ergänzende Thatsachen zu Tage.[3]

1) Ingenhouss, Versuche mit Pflanzen, pag. 12.

2) Ingenhouss, Ernährung der Pflanzen, §. 19.

3) Senebier's Werke, auf die ich mich hier beziehe, sind folgende:

1. Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature et surtout ceux du règne végétal. Génève 1782, III vol.
2. Recherches sur l'influence de la lumière solaire pour métamorphoser l'air fixe en air pur par la végetation. Génève 1783.

Digitized by Google

Von Senebier's unten citirten Schriften enthalten die ersten die ausführliche Darlegung seiner Versuche, die Physiologie végétale ist die Zusammenfassung seiner eigenen Resultate mit den von Anderen erlangten. Es ist der Versuch, ein Gesammtbild der physiologischen Kenntnisse zu geben; allerdings ist dasselbe nicht besonders gelungen.

Senebier ist durchaus kein origineller Geist wie Ingenhouss; er ist ein guter Beobachter und Experimentator, allein die Fähigkeit, die Elemente in eine Einheit zusammenzufassen, ist ihm nicht gegeben. Er sammelt, aber er baut nicht auf. In seinen Werken vermisst man den durchgehenden Faden der Hypothese. Dieser Mangel eines festen Haltes, der die geäußerten Ansichten oft schwankend erscheinen lässt, hindert auch den Leser, eine rechte Überzeugung zu gewinnen. Natürlich können die erstaunliche Weitschweifigkeit, die ermüdenden Wiederholungen keinen Ersatz für mangelnde Klarheit und noch weniger für mangelnden Inhalt bringen. Es ist zu bewundern, wie Senebier in Bezug auf die Quantität produktiv war, aber die bändereichen Publikationen haben im Wesentlichen doch immer denselben Vorwurf der Untersuchung. Er häuft Experiment auf Experiment und ist immer noch nicht überzeugt. Ein merkwürdiger Gegensatz in dieser Beziehung zu Ingenhouss; diesem letzteren warf Senebier allerdings vor, jener habe hier oder da nur halb so viel Versuche gemacht wie er. Und das Resultat? Ingenhouss zog aus seinen wenigen Versuchen einen sicheren Schluss, Senebier war trotz der Fülle so skeptisch wie vorher. Auch im Ausdruck fehlt Senebier die Kraft eines Hales und Ingenhouss durchaus. Man lese die Vorrede zu Ingenhouss' »Versuchen« und diejenige Senebier's »sur l'importance de la physiologie végétale et la manière de la traiter«. Dort ein wissenschaftlicher Ernst und eine Diktion, die heute noch mustergiltig sein könnte, bei Senebier ein blühender Stil und eine ästhetisirende Naturbetrachtung. Er bewundert die Pflanzen wegen ihrer Formenschönheit, staunt über die imponirende Größe mancher Gewächse, er liebt die Pflanzen aber auch — sogar mit einem Gefühl von Dankbarkeit —, da sie ihm seine Nahrung, seine Wäsche, sein Heizungsmaterial liefern. Er nennt die Pflanzen des êtres agréables et utiles.

Doch dies sind immerhin Äußerlichkeiten, wenden wir den Blick auf seine Ansichten und Leistungen. Nur zum Theil stimmen die ersteren mit denen von Ingenhouss überein. Wenn Senebier sagt, er habe schon 1788, als er seine »Expériences sur l'action de la lumière solaire« publicirte, die Idee der Kohlensäurezersetzung durch die Pflanzen gehabt[1]), so kann natürlich von einem Prioritätsanspruch gegenüber Ingenhouss keine Rede

3. Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation. Génève 1788.

4. Physiologie végétale. Génève 1800 (8).

1) Physiologie végétale, vol. III, pag. 151.

Digitized by Google

sein, da letzterer die Idee bekanntlich schon 1779 hatte. Senebier's Verdienst ist, diese Errungenschaft durch eigene Versuche bestätigt und gestützt zu haben, und dies nicht einmal in den Hauptpunkten.

Was er dabei Neues geleistet, wird sich am besten zeigen, wenn wir untersuchen, in welchem Verhältnis seine Kenntnisse und Ansichten zu den schon feststehenden Thatsachen stehen.

Dass die Blätter für die Pflanze nothwendige Organe seien, liegt ihm auf der Hand, schon desshalb, weil fast alle Pflanzen dieselben besitzen.[1] Bäume, welchen man die Blätter nimmt, werden krank und gehen zu Grunde; sie bringen keine oder verkümmerte Früchte, die Blätter sind die »nourrices« der Rinde, der Wurzeln, der Knospen und der Früchte. Die Gefäße vertheilen den Saft, welchen sie führen, in die Parenchymzellen, wo er verarbeitet wird; aber da die Pflanzen an allen Orten wachsen, da sie dort dieselben Säfte schöpfen, so müssen diese ihre besonderen Eigenschaften erst in den Blättern erhalten. Ein Beweis, dass die Blätter die Wurzeln ernähren, sind ja die Blattstecklinge; hier liefert das Blatt doch zweifellos die Säfte zur Hervorbringung der Wurzeln. Bemerkenswerth ist, dass Senebier schon einsah, dass die Funktion nicht von der Form des Organs abhängig sei. Es fiel ihm auf, dass manche Pflanzen, wie Spargel, Equisetum u. a., ohne Blätter leben. Er erkennt, dass hier eben die Zweige die Arbeit der Blätter thun, denn sie sind auch grün und geben überdies im Sonnenlicht Sauerstoff ab.

Senebier's beste Leistung sind die Versuche über den Einfluss des Sonnenlichtes auf die Gasabscheidung grüner Pflanzentheile. Er bestätigt, dass der exhalirte Sauerstoff wirklich durch die Thätigkeit der Blätter abgeschieden wird. Er weist durch Zahlen nach, dass die Luft, welche in den Pflanzen sich vorfindet, viel zu geringe Mengen beträgt, um für die Gasausscheidung in der Sonne eine Erklärung zu bieten. Das Gas, welches Pflanzen in der Sonne abscheiden, übertrifft die in ihnen vorher enthaltene Luftmenge um ein ganz Bedeutendes. Auch Senebier bemerkt wohl, dass den Blättern, unter Wasser gesteckt, äußerlich Luft anhänge, aber in ganz anderer Weise als Bonnet sucht er sich über deren Bedeutung klar zu werden und die Frage, ob dies etwa die in der Sonne sich zeigenden Luftblasen seien, zu lösen. Er analysirt die adhärirende Luft eudiometrisch und findet sogleich, dass sie, der atmosphärischen fast gleich kommend, zwar nicht viel weniger Sauerstoff enthält als diese, aber viel schlechter ist als die im Sonnenlicht ausgehauchte Luft, so dass von Identität keine Rede sein kann.

Ingenhouss hatte schon gefunden, dass Wurzeln, Blüthen und Früchte stets nur Kohlensäure abgeben. Diesen Unterschied bezüglich der Qualität des abgeschiedenen Gases bei grünen und nicht grünen Organen sucht

1) Physiologie végétale, vol. I.

Digitized by Google

Senebier durch zahlreiche Versuche festzustellen[1]. Blumenblätter und Wurzeln liefern ihm fast gar kein, grüne Früchte sehr wenig Gas, in der Zusammensetzung der gewöhnlichen Luft ähnlich, aber reicher an Kohlensäure; reife Früchte geben verdorbene Luft, oder fast reine Kohlensäure. Die Rinde giebt ein Gas wie die Blätter; die abgetrennte Epidermis der Platanen producirt in kohlensäurehaltigem Wasser im Anfang kleine Gasblasen, welche schließlich ganz verschwinden; es muss also Luft sein. Dagegen giebt das grüne Parenchym große Gasblasen wie die Blätter. Senebier wirft ferner die Frage auf, ob junge Blätter im Stande seien, die Kohlensäure ebenso zu verarbeiten als ausgebildete. Zunächst untersucht er Robinienblätter (faux acacia), darauf einige andere Pflanzen, über die er folgende Angaben macht[2]: »Je répétai ces expériences sur les jeunes feuilles d'abricotier, qui sont rouges, et sur celles de plantane, qui sont jaunes. J'observai généralement que la même surface des feuilles jaunes du platane donnait moins d'air, que celle des feuilles, qui étaient alors les plus grandes, et qu'une mesure de l'air fourni par les premières, mêlée avec deux mesures de gaz nitreux, était réduite à 0,91, mais que l'air des feuilles parfaites, traité de la même façon, donne 0,75. Une mesure de l'air des feuilles rouges de l'abricotier, mêlée avec une mesure de gaz nitreux fut réduite à 0,22, tandis qu'une mesure de l'air des feuilles vertes, mêlée avec deux mesures de gaz nitreux, fut réduite à 0,60. Les petites feuilles de pêcher produisirent un air, dont je mêlai une mesure avec une mesure de gaz nitreux, qui fut réduite à 0,25 et une mesure de l'air des grandes, mêlée avec 4 mesures de gaz nitreux, fut réduite à 0,67. L'état de l'air des feuilles étiolées est remarquable. Une feuille verte de choux me donna de l'air dont une mesure mêlée avec trois mesures de gaz nitreux, fut réduite à 0,79: tandis que les feuilles blanches du coeur de ce choux fournirent très-peu d'air; en le mêlant avec le gaz nitreux, il fut réduit à 1,98, et quelquefois il fut sans diminution.«

Unzweifelhaft liefern diese Versuche den Beweis, dass nur grüne Organe am Licht Sauerstoff aushauchen, aber es tritt hier die mangelnde Energie Senebier's wieder hervor, dass er dies nicht kategorisch ausspricht. Er sagt nur vol. III, pag. 191: »Je puis assurer que les feuilles et les parties vertes des plantes terrestres, aquatiques, subaquées donnent de l'air au soleil.«

So unbestimmt wie Senebier seinen Ausspruch gefasst, so unbestimmt wurde er in spätere Zeit hinübergenommen. Als man schon längst die Ursache der grünen Farbe der Pflanze kannte, sprach noch immer Niemand das Wort bestimmt aus: »Nur grüne Pflanzentheile assimiliren.« Auch dies geschah erst in den sechziger Jahren durch Sachs.

Wichtige Ergänzungen bringen die hübschen Versuche über die Wir-

1) Physiologie végétale, vol. III, pag. 189. 2) l. c. pag. 193.

Digitized by Google

kung des Sonnenlichtes auf die Sauerstoffexhalation in den »Mémoires physico-chimiques«. Senebier stellt die Frage, ob die Sonne als leuchtender oder als erwärmender Körper die Luftaushauchung der Blätter bewirke.[1] Die Versuche sind sehr sorgfältig angestellt. Das Resultat, dass nur das Licht wirksam sei, um die Gasaushauchung anzuregen, die Wärme dagegen nicht, ist bis heute richtig geblieben. Auch jene Experimente sind von Interesse, welche entscheiden sollen, ob auch die Blätter in Verbindung mit der lebenden Pflanze, wie die zu den bisherigen Versuchen benutzten abgeschnittenen, Luft exhaliren. Die vergleichenden Versuche lehren, dass im Wesentlichen in beiden Fällen die Erscheinung die gleiche ist.[2]

Ich habe nothwendig die Experimente Senebier's etwas ausführlicher schildern müssen, um ihm Gerechtigkeit widerfahren zu lassen, denn in seinen Experimenten und in der Art, eine specielle Frage durch Versuche zu entscheiden, liegt seine Bedeutung. Sowie er es unternimmt, aus dem Resultat eine weitere Folgerung zu ziehen, geräth er fast regelmäßig auf einen falschen Weg.

Welche Vorstellung hatte nun Senebier von der Bedeutung der Kohlensäure und wie dachte er sich die Assimilation des Kohlenstoffs?

Dass bei der Sauerstoffabscheidung die aufgenommene Kohlensäure eine große Rolle spiele, musste er aus seinen eigenen Versuchen schließen, welche ergaben, dass Sauerstoffabscheidung nur bei Gegenwart von Kohlensäure vor sich gehe. Auf Grund dieser Versuche stellte er die Theorie auf, dass die fixe Luft sich in dephlogistirte Luft (Sauerstoff) umwandle. Doch kam er zu dieser Ansicht erst, nachdem er eine andere geprüft hatte, welche ich jetzt mittheile. Senebier meinte, dass die Kohlensäure durch ihre »saure Eigenschaft«, etwa wie ein Reizmittel auf die Blätter wirke und sie zur Gasabscheidung veranlasse. Wäre dies der Fall, folgert er, so könnten vermuthlich auch andere Säuren, z. B. Vitriolsäure, Salpetersäure oder Salzsäure, auf grüne Blätter eine ähnliche Wirkung ausüben. Zwar scheint das Experiment eine Gasabscheidung bei Gegenwart dieser Säuren anzuzeigen, aber die Blätter gehen dabei zu Grunde. Bei der Anwendung verdünnterer Säuren gaben die Blätter nur »verdorbene Luft«. Es gelingt ihm jedoch nach längerem Probiren, ein bestimmtes Verhältnis zu finden, bei welchem Säurezusatz zum Wasser eine lebhaftere Absonderung »reiner Luft« durch die Blätter bewirkt. Jetzt erscheint es ihm sehr wahrscheinlich, dass alle genannten Säuren sich in dephlogistirte Luft umwandelten, und er hält den Nachweis einer solchen Umwandlung durch ein grünes Blatt für wichtiger, als die Entdeckung der Verwandlung eines Körpers in Gold. Die Erlösung aus diesem Irrgarten findet er durch die chemische Analyse des angewendeten Wassers. Er findet in demselben kohlensauren Kalk, welcher, durch die kleine Quantität Säure zersetzt, das

1) Mémoires I, pag. 45 ff. 2) l. c. p. 101.

Digitized by Google

Wasser mit Kohlensäure versorgte, in dem nun die grünen Blätter assimiliren und Sauerstoff aushauchen konnten.[1]) So kommt Senebier denn, zwar ohne die Säureumwandlung entdeckt zu haben, wieder dem richtigen Wege näher. Er äußert seine geläuterte Ansicht in den Recherches pag. 325. Die von den Blättern aus dem Wasser aufgenommene Luft sei fixe Luft, und die in der Sonne befindlichen Blätter sondern um so mehr reine Luft ab, je mehr fixe Luft in dem Wasser, in welchem sie lagen, aufgelöst war. Hieraus schloss Senebier, dass die von den Blättern ausgestoßene dephlogistirte Luft das Resultat der Umwandlung der fixen Luft sei. Diese Umwandlung werde durch die Vegetation bewirkt, und es werde dabei das Phlogiston aus der fixen Luft abgeschieden und der Sauerstoff wie ein Excrement ausgestoßen. Nach dieser Beobachtung, dass die Abgabe von Sauerstoff durch die Pflanzen von der Gegenwart der Kohlensäure abhängig sei, gewinnt Senebier die Überzeugung, dass die fixe Luft in irgend welcher Beziehung zum Leben der Pflanze stehe; doch ist seine Überzeugung noch recht schwankend. Unter Herbeiziehung seiner Versuche, Beobachtungen und Überlegungen scheint es ihm sicher, dass die von den Wurzeln eingesogene »Lymphe« in den Blättern mit der in dem atmosphärischen Wasser aufgelösten, fixen Luft und dem Lichte in Verbindung trete.[2]) Allein Senebier ist sehr entfernt davon, die Kohlensäure der Luft als alleinige Quelle des ausgehauchten Sauerstoffes anzusehen, denn er zweifelt nicht, dass die in der Sonne vegetirenden Blätter auch die phlogistische Luft (Stickstoff) in dephlogistirte (Sauerstoff) umwandeln, denn die phlogistische Luft sei von der fixen kaum verschieden, jedenfalls sei sicher, dass die fixe Luft in die phlogistirte (Stickstoff) sich umwandeln lasse.[3])

Weiter als bis zu der Theorie über die Umwandlung der fixen in dephlogistirte Luft kam Senebier nicht. Ingenhouss widersprach dieser Ansicht, nicht weil er dieselbe für unhaltbar hielt, sondern weil seine eigenen Versuche andere Resultate ergaben, als die Senebier's. Da Senebier die Umwandlung der Kohlensäure in Sauerstoff beweisen wollte, so hatte er bei seinen Versuchen, wie er angab, das Wasser stets mit Kohlensäure ganz gesättigt und behauptet, dass unter diesen Bedingungen die Blätter Sauerstoff aushauchten. Ingenhouss fand dagegen, dass bei einem Übermaß von Kohlensäure keine Sauerstoffabgabe stattfinde, dass ein Übermaß der Pflanze schade.[4]) Senebier's Vorstellung über die Assimilation des Kohlenstoffs wurde erst, nachdem Ingenhouss seine »Ernährung der Pflanzen« publicirt hatte, eine zusammenhängendere, trotzdem er seltsamerweise immer noch in den Hauptpunkten von Ingenhouss' Ansichten abweicht, z. B. bezüglich der Aufnahme der Kohlensäure.

---

1) Recherches sur l'influence etc. pag. 26—115.

2) l. c. pag. 258, Übersetzung pag. 176.

3) l. c. pag. 259, Übersetzung pag. 177.

4) Ingenhouss, Vermischte Schriften, Bd. II, pag. 438 ff. und 501 ff.

Digitized by Google

Gerade hier zeigt sich am deutlichsten die mangelnde Festigung der wissenschaftlichen Anschauungen Senebier's. Trotzdem er weiß und selbst annimmt, dass die Blätter die Organe der Ernährung sind, obgleich er selbst sagt: »On ne peut voir des plantes qui ne tirent de la terre aucune nourriture, sans croire qu'elles vivent au dépens de l'air qui les baigne«[1], ist das Endresultat aller der Untersuchungen und Überlegungen die feste Überzeugung, dass die Pflanzen ihre Kohlensäure durch die Wurzeln aufnehmen. An den soeben citirten Satz anschließend, fährt Senebier fort: »Si donc il y a des plantes de ce genre, si elles végètent de cette manière, sie elles passent de l'état de l'enfance à celui de la vieillesse, si elles se développent avec force, si elles poussent des tiges, des feuilles, des fleurs, des fruits, des graines, on ne pourra se dissimuler que cette vigueur qu'elles ont acquise, ces matières qu'elles se sont assimilées, ne soient le produit de l'air fixe dissous dans l'eau qu'elles se sont approprié.[2]

Die Vorstellung der direkten Aufnahme der Kohlensäure in Gasform, wie sie Ingenhouss hatte, und deren Nothwendigkeit er immer wieder betonte, wollte den Forschern jener Zeit gar nicht in den Kopf.[3]

Eben so wenig wie an die Aufnahme gasförmiger Kohlensäure, glaubt Senebier an Ingenhouss' Entdeckung der Kohlensäureausathmung im Dunkeln. Ohne Ingenhouss' Versuche zu wiederholen, leugnet er dessen Angabe einfach: »Non, les plantes ne produisent point de l'air fixe quand elles ne fermentent pas«.[4] Er glaubt aus seinen eigenen Versuchen diesen Schluss ziehen zu dürfen; wo der Fehler steckt, wird der Leser des Kapitels XXIII der Mémoires I sofort sehen. Eine Besprechung desselben würde hier zu weit führen.

Über die Assimilation des Kohlenstoffs hat Senebier eine gänzlich rohe

---

1) Recherches sur l'influence, pag. 248.

2) Recherches sur l'influence, pag. 248, auch Physiologie végétale, vol. III, pag. 149.

3) Sehr auffallend ist, dass auch Humboldt nicht glaubte, dass die Kohlensäure gasförmig aus der Luft von den Pflanzen aufgenommen würde, obgleich er folgende Betrachtung anstellt: »Wenn man die Zahl von Thieren überschlägt, welche durch ihre Lungen- und Hautausdünstung Kohlensäure erzeugen, wenn man berechnet, wie viel tausend Cubikzoll derselben von den Blüthen und Früchten der Pflanzen, ja in der Dunkelheit von ihren Blättern aufsteigen, wenn man bedenkt, dass aus allen gährenden organischen Stoffen, dass aus der von Sonnenstrahlen erwärmten Dammerde, wie aus vielen vegetationsleeren Gebirgsmassen (Thonschiefer, Hornblendeschiefer) sich Kohlensäure entbindet, so drängen uns diese Betrachtungen ein Bild von der ungeheuren Masse dieser Gasart auf, welche täglich in die Atmosphäre übergeht. Eben die Armuth an gasförmiger, freier Kohlensäure, welche die Scheidekünstler in der Atmosphäre finden, beweist, wieviel davon die Pflanzen aufnehmen.«

Dies Humboldt's Worte; trotz derselben glaubt er doch, dass die Kohlensäure durch die atmosphärischen Niederschläge der Erde zugeführt und durch die Wurzeln aufgenommen werde.

4) Mémoires, I, pag. 246.

Digitized by Google

Vorstellung, denn er meint, der Kohlenstoff, den er sich immer in der Form von Kohle vorstellt, behalte alle seine specifischen Eigenschaften nach der Assimilation bei. Seine unklare und schwankende Ausdrucksweise an verschiedenen Orten der Physiologie végétale ist ein Beweis der unklaren Vorstellungen über diesen wichtigsten Punkt bei der Assimilation. Dass ihm der Kohlenstoff immer als schwarze Kohle vorschwebt, zeigt folgender Passus[1]: »Le carbone ne clarifierait-il pas les sucs végétaux en se combinant avec eux dans les feuilles? on sait que le parenchyme vert contient plus de charbon que les autres parties des plantes. Ne rendrait-il pas plus coulans les sucs élaborés? Ne contribuerait-il pas à les rendre solides dans le bois par son accumulation? Ne pourrait-il pas les garantir de la corruption par son antisepticité et ne concourrait-il pas à leur conservation par son inaltérabilité? Les bois les plus durs, les plus fermes, les plus durables, sont aussi ceux qui contiennent le plus de carbone; il doit diminuer aussi pendant l'hiver l'influence du froid comme un mauvais conducteur de chaleur».

Das sind denn doch recht kindliche Vorstellungen. Der Kohlenstoff soll in den Pflanzen noch antiseptisch, als schlechter Wärmeleiter u. s. w. wirken. Ein Vergleich mit dem, was Ingenhouss über denselben Punkt sagt, wird eine treffende Charakterisirung beider Männer ergeben.

»Ich zweifelte nicht, dass diese ununterbrochene Zersetzung der atmosphärischen Luft auf die Erhaltung der Gewächse selbst Einfluss haben müsse, und dass sie vorzüglich ihre wahre Nahrung durch diesen Process bekämen, indem sich die zersetzte Luft in verschiedene Säfte, Salz, Schleim, Öl u. s. w. verwandelte, eben so wie in den grasfressenden Thieren das bloße Gras in den verschiedenen Organen in so zahlreiche und heterogene flüssige und feste Theile umgeändert wird. Es würde gewiss ein sehr schwerer, wenn nicht unmöglicher Versuch sein, eine deutliche und befriedigende Theorie zu geben, durch welche diese verschiedenen Veränderungen, Verbindungen, Zersetzungen, neuen Mischungen u. s. f., die mit einer einzigen Art von Nahrung, wie z. B. Gras ist, vorgehen, erklärt würden. Dieselben unbegreiflichen Umänderungen zeigen sich in Vegetabilien. Wenn es je befriedigend dargethan war, dass Pflanzen, ohne irgend einen anderen Stoff, bloß von dem allein leben, was sie in der Atmosphäre finden, so müssen wir uns mit der Thatsache allein begnügen; denn es würde vergebens sein, in die Geheimnisse aller dieser Veränderungen, welche die Luft in den Organen der lebenden Wesen erfährt, eindringen zu wollen; eben so wenig dürfen wir ängstlich untersuchen, wie in einem Menschen, welcher bloß von Reis und Wasser lebt, alle diese verschiedenen Veränderungen eines so einfachen Nahrungsmittels vor sich gehen. — Dieses Geheimnis liegt außer den Grenzen unseres einge-

1) Phisiologie vegetale, II, pag. 329 f.

Digitized by Google

schränkten Verstandes. Wer könnte mit Wahrheit einzusehen behaupten, wie ein Theil dieses Reises an manchen Stellen harte Knochen, an anderen weiches Fett und an einem einzigen Orte eine Feuchtigkeit bildet, von welcher ein einziger Tropfen in der Gebärmutter eines Weibes die wundervollste aller Wirkungen erweckt — die Erzeugung eines Embryo, welcher nach der Geburt die größte Ähnlichkeit mit dem Manne hat, dessen Same die Entstehung dieser Nachkommenschaft veranlasste«. [1])

Weit sind wir trotz unserer Structurformeln nicht über diese Vorstellung chemisch-physiologischer Vorgänge hinausgekommen. Alles eben Mitgetheilte ergiebt, wie wenig Senebier trotz seiner unzähligen Versuche der Erkenntnis der Assimilation genützt und wie wenig seine Entdeckungen zur Sicherung derselben beitrugen. Seine eigene Anschauung über den Verlauf dieses wichtigen Vorganges war eine unvollkommene und zum Theil unrichtige. Demnach kann Senebier weder als Entdecker noch als Mitentdecker der Assimilation bezeichnet werden. Einiges Verdienst liegt in seinen Experimenten, namentlich in denen über die Wirkung des Sonnenlichtes auf den Gaswechsel.

Prioritätsrechte. In seinem Handbuch der Pflanzenphysiologie I, pag. 186—187 hat Pfeffer gegen Ingenhouss den Vorwurf eines unberechtigten Prioritätsanspruches auf die Entdeckung der Kohlensäurezersetzung erhoben.

Dieser Vorwurf wäre leicht zurückzuweisen, da es überhaupt nicht möglich ist, bei der Assimilation von einer Priorität zu reden. Nur Ingenhouss allein hat diesen Vorgang klar erkannt und ihn richtig literarisch der Welt mitgetheilt; Senebier hat das Verständnis für den Assimilationsvorgang überhaupt nicht gehabt, geschweige denn früher als Ingenhouss. Noch aus Senebier's Physiologie végétale von 1800, welche später als sämmtliche Publikationen Ingenhouss erschien, und für welche letztere zur freien Benutzung vorlagen, geht deutlich hervor, dass Senebier's Vorstellung über die Assimilation eine ganz falsche war.

Ehe ich dafür den vollgültigen Beweis liefere, muss ich vorausschicken, dass leider in den Literaturangaben Pfeffer's über diesen Gegenstand zahlreiche Flüchtigkeitsfehler vorhanden sind: der vierte Band der deutschen Ausgabe (1785) der physikalisch-chemischen Untersuchungen ist nicht eine Übersetzung von Senebier's »Expériences sur l'action de la lumière solaire« von 1788, was ja unmöglich ist, sondern der »Recherches de l'influence sur la lumière solaire«, die 1783 erschienen waren. Auf den von Pfeffer citirten Seiten 36, 37 des IV. Bandes der Physiologie végétale findet sich nichts auf die zu beweisende Thatsache Bezügliches. Die eine dieser Seiten enthält eine Tabelle über Wasseraufsaugung.

Es ist somit ausgeschlossen, Citat gegen Citat zu bringen, und also umsomehr Aussicht vorhanden, durch die Nothwendigkeit einer ausführlicheren Erörterung den wahren Sachverhalt aufzudecken.

Pfeffer schreibt Senebier die ganze Entdeckung der Assimilation zu, desshalb, weil dieser gefunden habe, dass der exhalirte Sauerstoff aus der Kohlensäure stamme. Ich finde nirgends in den Werken Senebier's, dass die Lösung dieser Frage ein Vorwurf für Experimente wäre. Nur in den allgemeinen Be-

1) Ingenhouss, Über Ernährung der Pflanzen, pag. 58—61.

Digitized by Google

trachtungen im IV. Bande der physikalisch-chemischen Untersuchungen pag. 244 (Original pag. 326) äußert Senebier, fußend auf seiner Beobachtung, dass bei der Sauerstoffexhalation der in kohlensaurem Wasser liegenden Blätter die Kohlensäure sich vermindere, folgende Worte: »Ich habe daraus geschlossen, dass die solcher Gestalt von den Blättern ausgestoßene dephlogistirte Luft (Sauerstoff) das Resultat der Umwandlung der fixen Luft sei, welche durch die Wirkung der Vegetation bewirkt wird, — die das Phlogiston aus der fixen Luft scheidet, um es der Pflanze anzueignen — und die reine Luft wie ein Excrement, das der Pflanze nichts nützt, herauswirft.« [1])

Dazu ist nun zu bemerken: erstens, dass mit diesen Worten nicht ausgesprochen ist, der exhalirte Sauerstoff stamme aus der Kohlensäure. Diese Entdeckung zu machen, war Senebier bei der Publikation seiner Werke 1782—83 gar nicht im Stande. Denn es musste doch vor allen Dingen die Zusammensetzung der Kohlensäure erst bekannt sein. Erst 1783 zerlegte Lavoisier die Kohlensäure, veröffentlicht wurde diese große Entdeckung jedoch erst im Jahre 1784 in den Memoiren der Pariser Akademie. Für Senebier war die »fixe Luft« noch eine Verbindung von Phlogiston mit einer Säure.[2])

Zweitens ist zu betonen, dass Ingenhouss niemals diese Ansicht Senebier's als die seinige reklamirt hat. Dies ist ja auch nicht möglich, da er gegen eben diese Ansicht Einwände erhob. Er hat im Gegentheil diese Umwandlung von fixer in dephlogistirte Luft als die »Theorie Senebier's« bezeichnet (Vermischte Schriften pag. 437): »Herr Senebier gründet diese Lehre auf so bündige Thatsachen, dass man es nicht in Zweifel ziehen kann, dass die Gewächse wirklich die Kraft besitzen, die er ihnen beilegt, durch die Wirkung des Sonnenlichts die Sauerluft (Kohlensäure) in dephlogistirte Luft (Sauerstoff) zu verändern.«

Ibid. pag. 500 [3]): »Les expériences alléguées par Mr. Senebier me paroissent décider, que les végétaux aidés de la lumière solaire ont la faculté de changer l'air fixe en air déphlogistiqué.«

Diese Sätze lassen keinen Zweifel, dass Ingenhouss jenen Gedanken als Senebier's Eigenthum anerkennt; er hat auch später darauf nie Anspruch gemacht. Der Grund, wesshalb Ingenhouss Senebier's Theorie nicht annahm, war der, dass er dieselbe für nicht ausreichend zur Erklärung der Luftverbesserung durch die Pflanzen hielt, da diese doch unter gewöhnlichen Umständen nicht Kohlensäure, sondern die gemeine Luft in dephlogistirte zu verwandeln scheinen.

Man sieht zunächst, dass beide Forscher damals noch fast gleich weit von der Wahrheit entfernt waren, woher der exhalirte Sauerstoff stamme. Der Unterschied ist nur der, dass Ingenhouss die Sache später vollständig klar wurde, Senebier aber nicht. Der Letztere acceptirte allerdings dann Ingenhouss' Hypothese. Damit sind die beiden Behauptungen Pfeffer's über Senebier's Entdeckung und Ingenhouss' Plagiat widerlegt.

Wie steht es denn aber mit der Priorität der Kohlenstoffassimilation überhaupt, welche Pfeffer Senebier zuschreibt. Ich glaube, das oben im historischen Überblick Mitgetheilte wird hinreichen, um dem Leser selbst das Endurtheil zu ermöglichen. Ich will nur noch hinzufügen, dass sich in den 1788 erschienenen »Expériences« Senebier's, welche ja möglicherweise noch in Betracht kommen könnten, nichts findet, was seine Verdienste vergrößerte. Das ganze umfangreiche Buch beschäftigt sich fast ausschließlich mit der müßigen Widerlegung

1) Vgl. auch Recherches sur l'influence, pag. 328.
2) Recherches sur l'influence, pag. 366.
3) Die letzten Seiten des Bd. II der Verm. Schrift. sind französisch geschrieben, da sie an Senebier, der des Deutschen nicht mächtig, gerichtet sind.

Digitized by Google

von Ingenhouss' ebenso richtiger wie bedeutender Entdeckung der Kohlensäureausathmung der Pflanzen im Dunkeln. Die Physiologie végétale (1800) kommt für irgendwelche Prioritätsfrage überhaupt nicht in Betracht, denn als diese erschien, hatte Ingenhouss den Vorgang der Assimilation vollständig publicirt.

Es ergiebt sich, dass Senebier nicht einmal, wenn ich mich so ausdrücken darf, eine chronologische Priorität zukommt, eine geistige darf er gewiss nicht beanspruchen. Der Beweis dafür lässt sich aus den oben mitgetheilten Ansichten Senebier's und Ingenhouss' über die gleichen Vorgänge erbringen. Eine kurze Zusammenstellung dieser wird noch drastischer wirken.

Parallele der Ansichten Ingenhouss' und Senebier's.

I. Bedeutung der Blätter.
Beide erkennen sie als Ernährungsorgane an.

II. Exhalation des Sauerstoffes.
Von Ingenhouss entdeckt.
Von Senebier später beobachtet.

III. Bedingungen der Sauerstoffabgabe.
Ingenhouss: Nur im Sonnenlicht.
Senebier: Ingenhouss' Ansicht acceptirt.

VI. Bedeutung des Sauerstoffes.
Ingenhouss: Zersetzungsprodukt der Kohlensäure, später, aber richtiger als Senebier.
Senebier: Dieselbe Ansicht, früher, aber unrichtiger als Ingenhouss.

V. Aufnahme der Kohlensäure.
Ingenhouss: Nur aus der Atmosphäre in Gasform durch die Blätter.
Senebier: Aus dem Boden in wässriger Lösung durch die Wurzeln, zuweilen durch die Blätter, aber auch nur in wässriger Lösung.

VI. Bedeutung der Kohlensäure.
Ingenhouss: Alleinige Quelle des Kohlenstoffs.
Senebier: Dasselbe nach Ingenhouss.

VII. Assimilation des Kohlenstoffes.
Ingenhouss: Wissenschaftliche Vorstellung, von der unsrigen nicht sehr verschieden, also wahrscheinlich der Realität einigermaßen entsprechend.
Senebier: Primitive Vorstellung, sicher der Realität nicht entsprechend.

Man wird fragen, wie denn überhaupt bei einer solchen überschaubaren Lage der Thatsachen nur von einem Zweifel über Priorität die Rede sein könne. Es ist Senebier selbst, der zu einer Untersuchung in dieser Richtung zwingt. Er selbst ist es nämlich, welcher an verschiedenen Orten in seinen Werken einen ungerechten Anspruch auf Ingenhouss' Entdeckungen, und zwar auf die allerersten desselben erhebt. Eine Reaktion von Seiten Ingenhouss' blieb nicht aus und führte zu einer ernsten Polemik zwischen beiden Männern [1]). Diese liefern denn auch das Material zur Entscheidung der Wahrheit. Es handelt sich hierbei nicht darum, wem mehr zu glauben sei, Ingenhouss oder Senebier, es liegen Daten

1) Senebier, Expériences sur l'action etc., premier mémoire. — Ingenhouss, Vermischte Schriften, II, pag. 393—395 und 477—508.

Digitized by Google

genug vor, welche eine Beziehung zu den Persönlichkeiten ganz unnöthig und eine objektive Beurtheilung möglich machen.

Senebier hält als Einleitung zu seinen »Expériences« eine längere Vertheidigungsrede, veranlasst durch die erwähnte Entgegnung Ingenhouss'. Aus dieser sehr ausführlichen, die Demuth des unrecht gekränkten Edelsinnes athmenden Vertheidigung selbst lässt sich Senebier's Unrecht nachweisen. Dadurch verschwindet um so mehr jeder Schein einer Parteilichkeit. Senebier sagte 1782 in den Mémoires physico-chimiques, er müsse zur Steuer der Wahrheit mittheilen, dass er schon vor Ingenhouss ähnliche Ideen wie dieser (des idées analogues) gehabt habe. Diese Bezeichnung ist nun allerdings eine ganz vage, da man nicht erfährt, worin denn diese »Ähnlichkeit« bestand. Senebier wusste auch recht wohl, dass ihm daraufhin Niemand ein Eigenthumsrecht an den Entdeckungen zugestehen würde. Er sucht sich also durch folgenden Excurs ein Relief zu geben[1]: »Pourquoi donc publier ce mémoire? S'il est tout-à-fait semblable à l'ouvrage de M. Ingenhouss, n'est-il pas absolument inutile? Celà pourroit être: mais je ne l'ai pas cru: il renferme une suite d'expériences, faites avec scrupule, sur une matière aussi neuve qu'elle est interessante; ainsi, quand il n'offriroit rien de nouveau aux physiciens, il leur fourniroit toujours un second témoin, pour des faites qui valoient bien la peine d'être vus deux fois; mais, outre cela, on y trouvera une foule de faits capitaux, qui avoient échappé au physicien anglois; souvent même on nous verra en opposition.« — »J'avoue cependant que l'ouvrage de M. Ingenhouss m'a été utile; il m'a fait naître des idées que je n'aurais peut-être pas eues sans lui, quoiqu'il y ait, dans mon mémoire, plusieurs idées qu'il n'a pas eues lui-même: j'ai comparé ses observations avec les miennes, et quelques-fois elles m'ont présenté des moyens dont je me suis servi avec succès: en un mot, j'ai trouvé, dans le recueil de ses expériences, un fil pour me conduire dans la route que je voulais suivre; mais il étoit beaucoup trop court pour le labyrinthe, que je me proposois de parcourir.«

Das ist nun keine objektive Darstellung der eigenen gegenüber fremden Leistungen mehr. Wer das Vorstehende las, musste unbedingt zu dem Glauben kommen, dass, obgleich Ingenhouss einige schätzbare Ideen gehabt habe, nun doch erst durch Senebier die volle Wahrheit gefunden und dabei noch vieles von Ingenhouss Mitgetheilte habe berichtigt werden müssen. Eine solche Trübung der Wahrheit ist um so gravirender für den Ministre de St. Evangile, der »Dieu«, »La souveraine sagesse« und »L'être suprême« mehr als nöthig bei seinen naturwissenschaftlichen Studien anruft und dem höchsten Wesen durch großmächtige Typen seine Devotion erweist.

Diese Art, die Bescheidenheit und Demuth als Postament zu benutzen, um sich auf eine unverdiente Höhe zu heben, erbitterte Ingenhouss aufs Heftigste. Er wahrte öffentlich sein Recht, und legte Senebier unter Anderem die Frage vor, wesshalb denn dieser seine Ideen nicht vor ihm publicirt habe. Als Grund dafür bringt Senebier die Verhinderung durch eine Krankheit vor — eine allerdings bedauernswerthe Ursache, aber nicht annehmbar, um damit einen Anspruch auf eine Entdeckung zu machen. Senebier sah wohl ein, dass es mit der Realisirung seines Wunsches nichts werden würde, und hielt nach dem energischen Vorgehen Ingenhouss' für gerathener, den Rückzug anzutreten. Dieser Rückzug in den »Expériences« macht einen wenig angenehmen Eindruck und ist jedenfalls nicht geeignet, den Verdacht einer unlauteren Absicht Senebier's zu vernichten.

---

1) Senebier, Mémoires physico-chimiques, vol. I, pag. 4.

Mit Duldermiene bedauert er die Angriffe Ingenhouss', der ihn beschuldigt, er habe ihm seine Entdeckungen entreißen wollen. Wie könne man so etwas von ihm glauben! von ihm, einem »homme de vérité et de vertu«! Um den Beweis seiner Ehrlichkeit zu geben, giebt er jedes Eigenthumsrecht auf, allein er macht es wie ein ertappter Dieb, der, um seine Person zu retten, lieber die ganze Beute fahren lässt: »Je ne veux la (la découverte) partager en aucune façon avec M. Ingenhouss — — je me présente comme un second témoin pour des faits qui valaient bien la peine d'être vus deux fois.«

Da Ingenhouss in seiner Entgegnung ein Verzeichnis der Entdeckungen, die er vor Senebier gemacht, gegeben hatte, so publicirt Senebier (Expériences, pag. 18 ff.) ein solches seiner eigenen Versuche. Dasselbe ergiebt denn ganz klar, dass er auch nur »le second témoin« ist, dass einzelne Versuche ausführlicher, einzelne neu sind, wie ich oben gesagt habe. Wenn Ingenhouss den Senebier ernst zurückweist, so darf der Letztere sich darüber nicht beklagen, denn er hatte nicht unterlassen, Ingenhouss aufs tiefste zu kränken, indem er dessen Entdeckung der Kohlensäureausathmung der Pflanzen im Dunkeln einfach als unwahr hinstellt. Aber dies geschah nicht in wissenschaftlicher Form, sondern durch die abgeschmackte Behauptung: cette opinion est une calomnie de la nature et des plantes. Über diese Äußerung von Ingenhouss interpellirt, hat Senebier nur die milde Entschuldigung: »cette phrase était inutile«.

Der Briefwechsel, den Senebier in der Vorrede zu den Expériences erwähnt, berührt den eben erwähnten Prioritätsstreit nicht. Er könnte aber zu einer falschen Beurtheilung Ingenhouss' Anlass geben, wesshalb ich ein paar kurze Bemerkungen beifüge. Senebier's Vorwurf, Ingenhouss habe ihn zu einer Correction unrichtiger Versuche aufgefordert, zu einer Zeit, wo diese Correction schon erfolgt war, ist im Thatsächlichen richtig, allein diese Mislichkeit war nicht Ingenhouss' Schuld. Die Abhandlung, welche die Aufforderung Ingenhouss' enthielt, war längst vor Senebier's Verbesserungen geschrieben, der Druck derselben wurde durch Unredlichkeit des Pariser Druckers Jahre lang hinausgeschoben. Ingenhouss sandte, um nicht länger zu warten, die Abhandlung 1783 an das Journal de physique. Hier konnte sie erst im Mai 1784 erscheinen. Während des Druckes seiner Abhandlung erhielt Ingenhouss das Werk Senebier's, die »Recherches«, mit den Verbesserungen. Es blieb ihm nichts übrig, als seiner Abhandlung eine Vorbemerkung vorauszuschicken, in welcher er Aufklärung über die jetzt verspätete Aufforderung an Senebier giebt. Diese Bemerkung enthält die Worte: »Wenn Senebier's Werk eher erschienen wäre, hätte es den größten Theil dieser Abhandlung entbehrlich gemacht, indem die meisten Fehler, die ich zu berichtigen suchte, sich schon von Herrn Senebier darin verbessert befinden.«[1] Senebier hat offenbar diese Erklärung Ingenhouss' nicht gelesen.

Mit dem Vorstehenden hoffe ich alle Zweifel über das Eigenthumsrecht Ingenhouss' beseitigt zu haben. Der Nachweis dieses Eigenthumsrechtes, nicht der Priorität, war der Zweck dieser Zeilen. Es ist überhaupt nicht richtig, dass man auf die Priorität bei wissenschaftlichen Entdeckungen das Hauptgewicht legt. Dass ein Forscher eine Entdeckung früher gemacht als ein anderer, darin liegt doch nicht sein Verdienst; dass ihm die Entdeckung gelang, das ist die Hauptsache. Und dies über alle Zweifel zu erheben, scheint mir allerdings nicht nur für die historische Forschung, sondern auch in der Gegenwart von größter Wichtigkeit. Es ist gewiss nicht gleichgültig, ob dem wahren Eigenthümer

1) Ingenhouss, Vermischte Schriften, II, pag. 395.

Digitized by Google

seine Entdeckung zuerkannt wird. An der Energie, mit welcher dies in einer Wissenschaft geschieht, muss man auf die Energie der wahrhaften Gesinnung ihrer Vertreter schließen, und diese ist wiederum die Garantie für die Wahrheit ihrer Leistungen. Wo sich Gleichgültigkeit dagegen einstellt, wer etwas entdeckt hat, da ist auch der Schritt zur Gleichgültigkeit dagegen, wie die Entdeckung gemacht wurde, leicht geschehen.

Theodor de Saussure ist es, welcher durch seine Untersuchungen [1]) einen Abschluss herbeiführte. Durch Saussure wurde den bisherigen Ergebnissen der Forschung erst diejenige Gewissheit gegeben, welche wir heutzutage verlangen, um überzeugt zu sein. Aber gerade dadurch, dass er uns Genüge leistet, uns so nahe steht, bemächtigt sich des Lesers beim Studium seines Buches eine gewisse Verwunderung, wenn er überlegt, in welcher Zeit das Werk geschrieben wurde. Es ist dieselbe Zeit, aus der Senebier's Physiologie végétale stammt, und doch ist Alles so ganz anders. Wir finden kaum andere Vorwürfe der Untersuchung, als bei Ingenhouss und Senebier, und dennoch erscheint die ganze Art, wie uns Saussure entgegentritt, so gänzlich neu. Es wird Jedermann beim Studium der »Recherches chymiques« das Gefühl haben, dass ein Fortschritt bei Saussure den beiden Genossen gegenüber vorliegt, und doch gelingt es nicht sofort, sich von demselben vollständig Rechenschaft zu geben.

Lag der Fortschritt bei Ingenhouss und Senebier in jeder Entdeckung neuer Thatsachen, so ist derselbe bei Saussure vorwiegend in der Methode seiner Untersuchung gewonnen. Waren Ingenhouss' Leistungen »Versuche«, so waren diejenigen Saussure's »Untersuchungen«. Das waren die Leistungen eines echten Forschers, der nicht tastete, nicht versuchte, sondern der mit dem System der Wissenschaft im Kopfe an eine Frage heranging und der mit sicherer Hand die Methode handhabte, dieselbe zu lösen. Man hatte bisher nur die Bedingungen der Assimilationsvorgänge zu ermitteln gesucht und den Verlauf beobachtet und dargestellt. Saussure betrat den Weg der quantitativen Untersuchung. Was nur in allgemeinen Umrissen erkannt war, gewann durch das quantitative Zeugnis eine schärfere Ausprägung im Ganzen, eine deutlichere Erkennbarkeit im Einzelnen. Außer seiner Methode ist es aber noch etwas Anderes, wesshalb uns Saussure viel näher steht als Ingenhouss und Senebier: die Form seiner Darstellung. Freilich theilten auch die beiden anderen Forscher der Welt ihre Versuche mit; allein man suchte die Einzelheiten doch zu einer zusammenfassenden Darstellung zu verweben, welches Bestreben namentlich bei Senebier freilich ohne Erfolg hervortritt. Ganz anders Saussure. Er wählt als ausschließliche Form die Beschreibung der Versuche selbst. Wir müssen darin die größte Ähnlichkeit mit unserem heutigen Verfahren finden, auf die Mittheilung der Methode das Hauptgewicht zu legen. Der Grund für diese Änderung in der

---

1) Recherches chymiques sur la végétation, 1804.

Digitized by Google

Neuzeit ist leicht zu finden. Es konnte in älterer Zeit gewiss die Person als Testimonium der Glaubwürdigkeit eher gelten, als heute, und dass dies damals in der That der Fall war, folgt daraus, dass die Anführung des berühmten Namens dem Leser als beste Garantie für die Sicherheit einer wissenschaftlichen Thatsache gegeben wurde. Das ist heute bei der großen Zahl der Beobachter, bei dem täglich sich mehrenden Nachwuchs nicht möglich. Wir müssen daher auf die Darlegung der Methode das Hauptgewicht legen, und diesen Weg pflegen ja selbst die Forscher einzuschlagen, deren Namen uns auch heute noch für die Wahrheit der Beobachtung bürgen könnte.

Der eigenthümliche Fortschritt Saussure's bedingt eine gewisse Schwiekeit, seine Stellung in der Geschichte der Assimilation und der Geschichte der Physiologie überhaupt zu fixiren. Legen wir das Hauptgewicht auf die Gegenstände seiner Untersuchung, so müssen wir ihn natürlich Ingenhouss und Senebier anreihen. Aber wir sollten billig das Hauptgewicht auf das Eigenartige seines Fortschrittes, auf seine Methode legen, und wir müssten dann eine neue Epoche mit ihm beginnen. Dem stände nichts im Wege, wenn nach Saussure ein, wenn auch geringer, so doch stetiger Fortschritt zu verzeichnen wäre. Dies ist nun aber nicht der Fall. Nach Saussure findet ein so plötzlicher Verfall, ein positiver Rückgang in der Erkenntnis statt, dass Saussure zu dieser Zeit in gar keiner Beziehung steht. So ist es denn zweckmäßiger, mit Saussure die Epoche des Erfolges abzuschließen, als dass wir mit ihm eine Zeit eröffnen, deren Symbol er nicht ist. Er ist uns desshalb nicht ferner gerückt. Wenn wir in der Geschichte der Assimilation den Beginn einer neuen Epoche des Erfolges ankündigen können, dann wird auch Saussure wieder genannt werden müssen, um einen Anknüpfungspunkt mit der Vergangenheit zu finden.

Ich glaubte um so mehr, diese Anhaltspunkte für die Würdigung Saussure's geben zu müssen, als dieselbe dem Leser aus der Mittheilung seiner Arbeiten kaum erhellen würde. Da, wie gesagt, Saussure's Versuche wesentlich quantitative waren, so wird das, was von denselben angeführt werden kann, verhältnismäßig kurz ausfallen, da das Resultat zahlreicher, mühsam errungener Zahlen nur weniger Zeilen zum Ausdruck bedarf. Saussure muss man eben selbst lesen.

Die Unentbehrlichkeit der gasförmigen Kohlensäure für das Pflanzenwachsthum wurde durch Saussure's vergleichende Untersuchung nun unzweifelhaft. Pflanzen, welche unter Recipienten in einer kohlensäurefreien Atmosphäre gehalten werden, sind freilich doch noch im Stande zu wachsen, da durch die Athmung immer Kohlensäure von den Pflanzen selbst producirt wird, die ihr dann wieder als Kohlenstoffquelle dient. Lässt man aber diese Kohlensäure durch Kalk oder Kali absorbiren, so dass die Atmosphäre im Recipienten dauernd kohlensäurefrei bleibt, so

Digitized by Google

geht die Pflanze zu Grunde. Dieser Nachweis genügte Saussure noch nicht. Seine nächste Frage war, ob die unentbehrliche Kohlensäure in jedem Mengenverhältnis mit gewöhnlicher Luft ihre Wirkung auf das Pflanzenwachsthum übe, und es gelingt ihm festzustellen, dass es eine Grenze der fördernden und schädigenden Wirkung der Kohlensäure giebt. Große Quantitäten Kohlensäure der Atmosphäre, welche eine Pflanze umgiebt, beigemischt, tödten dieselbe, im Schatten noch eher, als in der Sonne. Eine wohlthätige Wirkung sind nur ganz kleine Quantitäten Kohlensäure auszuüben im Stande, und zwar ist auch die weitere Bedingung zu erfüllen, dass zugleich Sauerstoffzutritt stattfinde; in einem Gemenge von Stickstoff und einer Quantität Kohlensäure, wie sie sich ia der Atmosphäre findet, gehen die Pflanzen zu Grunde. Diese letzte Behauptung Saussure's über die unbedingte Nothwendigkeit der Gegenwart des Sauerstoffs hat Boussingault in neuer Zeit auf Grund seiner Experimente angezweifelt. Dieselben dürften jedoch nicht ausreichen, um Saussure zu widerlegen, vielmehr erscheint es wahrscheinlich, dass derselbe Recht hat.

Eben so neu und wichtig als charakteristisch für die Fragestellung Saussure's sind seine Versuche, das quantitative Verhältnis zwischen Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe zu erfahren. Die Versuche ergaben Folgendes. Untersucht man die abgesperrte Atmosphäre, in welcher man eine Pflanze eine Zeit lang wachsen lässt, vor und nach dem Versuch, so findet man beim Beschließen desselben alle Kohlensäure aufgezehrt. Dafür wird aber eine Quantität Sauerstoff abgegeben. Das Volumen dieses Sauerstoffes ist geringer als das der aufgenommenen Kohlensäure, ein Beweis, dass von dieser nicht nur aller Kohlenstoff, sondern auch ein Theil ihres Sauerstoffes zurückbehalten und assimilirt wird. Die Resultate dieser Untersuchung sind, wie die neuere Zeit erwies, nicht ganz genau. Allein uns interessirt hier nur die Fragestellung und wir dürfen wohl das nicht genügende Resultat mit der Unvollkommenheit der damaligen Gasanalyse entschuldigen. Eine gleichzeitige Abgabe von Stickstoff, deren Beobachtung Saussure angab, beruht auf einem Irrthum. Durch genaue Experimente erfolgt auch die endliche Feststellung, dass die Pflanzen nur aus der anscheinend so geringen Quantität Kohlensäure der atmosphärischen Luft ihren Kohlenstoffbedarf entnehmen. Ganz neu war Saussure's Entdeckung der Bedeutung des Wassers. Ingenhouss hatte das Wasser nur für ein Vehikel der Nahrungsmittel gehalten. Senebier hatte unbestimmt die Möglichkeit ausgesprochen, dass das Wasser durch die Vegetation zersetzt und als Nahrung verbraucht, würde und dass aus dem Wasser ein Theil des Sauerstoffs stammen könne. Saussure machte Versuche, welche ergaben, dass Wasser allein das Trockengewicht der Pflanze gar nicht vermehre, dass also eine Zersetzung und Verarbeitung desselben nicht stattfindet. Er fand, dass eine Aufnahme des Wassers nur statt hat, wenn zu gleicher Zeit Kohlenstoffaufnahme ermöglicht ist. In einer Atmosphäre von

Digitized by Google

Stickstoff und Sauerstoff ohne Kohlensäure liefern die in Wasser vegetirenden Pflanzen keinen Sauerstoff. Dies ist ein Beweis, dass das Wasser nicht etwa in Wasserstoff und Sauerstoff zerlegt, sondern als solches assimilirt wird, und dass der exhalirte Sauerstoff nur aus der Kohlensäure stammt. Wir müssen hier auch noch kurz die Untersuchung über die Mineralbestandtheile erwähnen. Die genauere Analyse der Pflanzen zeigte das Vorhandensein noch anderer Stoffe als Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff in denselben an. Es lag die Frage nahe, woher diese stammten, da nur Kohlenstoff und Sauerstoff von den Pflanzen direkt aus der Luft entnommen werden; woher stammt der Stickstoff, woher die Salze, Erden u. s. w.? Man hatte die sogenannten Aschenbestandtheile schon lange bemerkt, über die Ursache ihres Daseins sich jedoch die seltsamsten Vorstellungen gebildet. Man hielt es für ausgemacht, dass die Mineralbestandtheile durch die Pflanzen gebildet würden.[1]) Diese unklaren Vorstellungen wollte Saussure durch genaue Versuche aus der Welt schaffen und wandte sich sorgfältigen Studien über die Mineralbestandtheile zu. Da die Wurzeln nur gelöste Substanzen aufnehmen können, so müssen auch die Aschenbestandtheile in Lösung in die Pflanzen gelangen. Saussure bestätigt diese Ansicht durch Experimente, welche die Fähigkeit der Wurzeln, Salzlösungen aufzunehmen, darthun. Darauf tritt er der bisherigen Anschauung, dass die Anwesenheit der Mineralbestandtheile nur zufällig sei, dass dieselben keinen Nutzen für die Pflanzen hätten, entgegen. Er ist überzeugt von ihrer Nothwendigkeit für das pflanzliche Leben, und bestätigt seine Meinung durch Vegetationsversuche unter Ausschluss der Salze. Dies ist die Entdeckung, deren Wiederauffindung und Nutzanwendung Liebig seinen großen Ruhm eintrug. Wir müssen uns begnügen mit der kurzen Erwähnung dieser Experimente Saussure's, welche zur Assimilation in Beziehung stehen, Versuche, welche das bisher Geleistete zu dem erfreulichsten Abschluss brachten.

Gerade 25 Jahre emsiger Forschung waren vergangen, als das Resultat, die Klarlegung des Processes der Kohlensäurezersetzung, vollendet vorlag. Ingenhouss und Saussure, zwei der bedeutendsten Forscher in unserer Wissenschaft, der eine durch ausgebildetes Taktgefühl verbunden mit klarem Verstand, das Richtige treffend und Grund legend, der zweite ein fertiger, wissenschaftlich gebildeter Geist, durch scharfsinnige Methode und consequente Exaktheit ihrer Ausführung die Entdeckung erst zu einer wissenschaftlichen erhebend, sie tragen den Bogen des Gebäudes. Aufs höchste befriedigend ist der Überblick über die Leistungen dieser Männer, die stetig das Werk von Anfang bis zu Ende führten, so weit es ihre Zeit und ihre Kräfte gestatteten. Das war ein guter

---

1) Beiläufig erwähnt, erhielt sich diese Vorstellung noch lange nach Saussure: Meyen hielt die Kieselsäure in den Pflanzen für ein Umwandlungsprodukt des Kohlenstoffs.

Digitized by Google

Grund, und dass er es war, das bewährte sich in unserer Zeit, da auf ihm die Theorie der Assimilation sich erheben konnte, die unserem Geiste eine Einsicht in den Vorgang gewährte, welche unseren Sinnen zu erlangen nicht möglich war.

Wer, erfüllt von den Eindrücken, die das Studium der Werke von Ingenhouss und Saussure zurückließ, unbefangen die nachfolgende Periode der Geschichte betritt und ihre Literatur zur vorläufigen Information durchblättert, ist eben so enttäuscht über den Inhalt, als erstaunt über die seltsamen Funde, die er macht. Welch' sonderbare Bücher sind das im Vergleich mit den bisher betrachteten. Wir finden keine Schilderung von Beobachtungen und Experimenten, keine Tabellen und Zahlen, aus denen man eine wichtige Entdeckung herauslesen könnte. Dieser Mühe sind wir überhoben, dies ist hier schon geschehen. Verfolgte man bei Ingenhouss und Saussure gleichsam das Werden, das Wachsen der Wissenschaft, so haben wir hier vielmehr den Eindruck, dass Alles vollendet ist, vollendet im Sinne des Grabes. Diese Bücher geben uns die Pflanzenkunde als abgeschlossenes System in didaktischer Form. Aber welch' eine seltsame Wissenschaft! Ein sonderbares Gemenge von Gelehrsamkeit und kindlichem Unverstand. Das Hauptprincip dieser Lehrbücher ist Vollständigkeit. Der lernbegierige Schüler soll Alles finden, über Alles Auskunft erhalten. Lieber wird eine Lücke mit einer eigenen oder durch ein Citat garantirten fremden Meinung, sei sie auch noch so lächerlich, ausgefüllt, als dass man den Schein aufkommen lässt, man wisse etwas nicht. Mit tiefem Ernst wird die Gelehrsamkeit vorgetragen, auch Dinge, die dem weniger naiven Enkel Lachen entlocken müssen. Alles ist mit einer gewissen Treuherzigkeit und Biederkeit erzählt, die erhabenste wie die winzigste Merkwürdigkeit mit gleicher Wichtigkeit behandelt.

Greifen wir ein Buch aus dem Beginn jener Zeit heraus, z. B. dasjenige Kurt Sprengel's vom Bau und der Natur der Gewächse vom Jahre 1812. Uns interessirt die Kohlensäurezersetzung der Pflanzen, suchen wir also die Ansichten des Schriftstellers darüber auf. Vergeblich bemühen wir uns, über diesen Gegenstand ein abgeschlossenes Kapitel zu finden. Nur in sehr mangelhaften Bruchstücken finden wir Mittheilungen über die Kohlensäurezersetzung zerstreut. Das scheint im Widerspruch mit der gerühmten Vollständigkeit jener Bücher zu stehen. Ich muss deshalb hinzufügen, dass jene Schriftsteller nur das aufnahmen, was sie selbst für unzweifelhaft und richtig hielten, eine an sich lobenswerthe, aber in der Hand dieser Lehrbuchverfasser gefährliche Maxime. Was die Prüfung nicht aushielt, das wurde ausgeschlossen oder lieber noch durch den unfehlbaren Autor berichtigt. Erst in dieser veränderten Form konnte diese oder jene Ansicht in den Schatz der Wissenschaft aufgenommen werden. Dieser sollte unanfechtbar sein, zweifelhafte Dinge gehörten nicht hinein. Und zweifel-

Digitized by Google

haft, sehr zweifelhaft erschien jenen Männern die große Entdeckung der Kohlensäurezersetzung der Pflanzen. Sie wurde allmählich vergessen, oder corrumpirt erhalten und endlich direkt für falsch erklärt. Das wenige, was man der Aufbewahrung werth hielt, wurde mit in die Ernährungslehre aufgenommen und verschwand hier allmählich bis zur Unkenntlichkeit.

Um für das eben Gesagte einige thatsächliche Anhaltspunkte zu geben, wähle ich einige Absätze über die Ernährung der Pflanzen aus dem erwähnten Buche von Sprengel aus. Er äußert sich: »Betrachten wir aus diesem Gesichtspunkt den Chemismus der Vegetation, so besteht die letztere in einer durch die Lebenskraft der Pflanze selbst bewirkten Zersetzung, Veränderung und mannigfachen Verarbeitung des azotisirten, kohlensauren Wassers. Die Kohlensäure zieht nämlich mehr Kohlenstoff aus der Pflanze an; dieser bildet mit dem Wasser-, Sauer- und Stickstoff, alle die verschiedenen Bestandtheile, die wir in den Pflanzen bemerken. Der Ueberfluss des Sauerstoffs geht, wie wir in der Folge noch näher sehen werden, durch die grüne Oberfläche bei der Einwirkung des Sonnenlichts fort; Kohlen-, Wasser- und Stickstoff werden figirt und der Überschuss tritt in die Blüthe, nachdem dort noch Sauerstoff sich im Nektar abgeschieden, und macht, als Öl und Wachs, den wesentlichen Bestandtheil der zur Befruchtung nothwendigen Theile aus.«

Das ist ein Gemenge von Senebier's Ansicht der Kohlensäureaufnahme durch die Wurzeln mit allerlei eigenen Vorstellungen. Ganz kurios sind Sprengel's Worte über die Blätter und über die grüne Farbe derselben: »Die Ursache der grünen Färbung ist das sehr stark gekohlte Satzmehl, welches aus den kohlensauren Säften durch den lebhaften Kampf des Lichts mit der Kohlensäure durch Entbindung des Sauerstoffgas und durch Fixation der eigentlichen Bestandtheile der Pflanzensäfte entsteht.«

Sprengel schreibt dem Sonnenlicht die Kraft zu, alle lebenden Körper dunkel zu färben. Diese Meinung begründet er durch allerlei komische Vergleiche, indem er z. B. die braunen Menschen der Tropenländer anführt, und sagt dann endlich: »Auf ähnliche Art geschieht es, dass Pflanzen, deren Theile ursprünglich weißgelblich sind und kohlensaure Säfte enthalten, bei der Einwirkung des Lichtes sich dunkler färben, grün werden und endlich eine blassgrüne Farbe annehmen, wenn die Einwirkung des Sonnenlichts und der Vegetationskraft noch mehr zunehmen« [1]).

Wir müssen bei weiterem Eindringen in diese Art Wissenschaft zu der Überzeugung gelangen, dass Zeichen eines positiven Rückschrittes vorliegen. Eine solche rückläufige Bewegung erscheint anfangs unbegreiflich in einer Zeit, die noch durch die vorhergehenden großen Entdeckungen beleuchtet wurde. Ingenhouss' und Saussure's Werke waren ins Deutsche übersetzt und leicht zugänglich, von einer Unkenntnis derselben kann also keine Rede sein. Wir finden denn auch in der nachfolgenden Literatur jene

1) Sprengel l. c. § 89.

Digitized by Google

Forscher erwähnt; Sprengel hatte diese Bücher gelesen, da er auch historische Abhandlungen schrieb.

Die Ursachen dieses Rückschrittes aufzufinden, dürfte nicht leicht sein, denn man muss in der That wohl eine ganze Reihe von Ursachen annehmen. Gewiss war die ganze Zeitlage schon ungeeignet, klarblickende und thatkräftige Geister zu erzeugen. Vielmehr musste sie noch die ein wenig freier blickenden deprimiren. Dadurch war nicht nur schon der Muth zum Vorwärtsdringen gelähmt, sondern auch der Boden für die Aufnahme von allerlei unklaren Vorstellungen geebnet. Eine solche war die Lebenskraft, deren unheilvoller Einfluss hier keiner besonderen Betonung bedarf. Es würde eine für den Historiker und Psychologen ebenso interessante und lohnende als schwierige Aufgabe sein, das Auftauchen der Lebenskraft in den Gemüthern der Naturforscher vollständig zu begründen. Eine solche Begründung kann hier nicht gegeben werden. Bekannt ist, dass als ein bedeutender Factor die Einmischung der damals herrschenden, heute gottlob abgethanen Philosophie in die Naturwissenschaft in Anschlag zu bringen ist.

Wenn man als Folge aller dieser Einflüsse bei Sprengel, Treviranus und Meyen eine Verkennung der wichtigen Errungenschaft von Ingenhouss und Saussure findet, so ist man wohl geneigt, ein recht hartes Urtheil über diese Männer zu fällen, allein man würde ihnen bitteres Unrecht thun. Sie waren Erzeugnisse ihrer Zeit. Den damaligen Botanikern waren Thatsachen, wie sie Ingenhouss und Saussure mittheilten, ganz fremdartig. Für sie war dies eigentlich keine Botanik, welche nach ihren Begriffen nur im Pflanzentrocknen gipfelte. Sie führten also diese physiologischen Ergebnisse mehr als Curiosa an. Es fehlte ihnen die Fähigkeit, Thatsachen zu würdigen. Sie wussten und konnten es eben nicht besser.

Sprengel beschäftigte sich vorwiegend mit anatomischen Untersuchungen, die er für die nothwendige Grundlage der physiologischen Forschung hielt, doch macht er wohl kaum den Anspruch, ein Physiologe sein zu wollen. Als solche wollen nun aber Treviranus und Meyen gelten, und dennoch finden wir bei ihnen keine reiferen Anschauungen, keine größere Energie, aus dem unklaren Conglomerat aller möglichen Vorstellungen etwas Einheitliches abzuscheiden, keinen Versuch, auch nur ein Kapitel der Physiologie ein wenig zu lichten, sondern dieselbe Armuth eigener Gedanken, wie die Unfähigkeit der Combination. Es soll damit etwa diesen beiden Botanikern nicht jegliches Verdienst abgesprochen werden. Jedenfalls ist wenigstens Meyen ein solches zuzuerkennen, da er sich von der alle Forschung hemmenden Lebenskraft zu emancipiren und auf den Weg wissenschaftlicher Erklärung zu gelangen suchte. Für die Erkenntnis der Assimilation haben Beide nichts geleistet. Treviranus, wie der schlaffe Stil seiner Physiologie dem Leser aufdrängt, eines eigenen Gedankens oder einer Meinungsäußerung nicht fähig, trug alles Bekannte zusammen. Alles führt

Digitized by Google

er getreulich an, Ingenhouss' und Saussure's Entdeckungen, daneben längst widerlegte Ansichten und unklare Meinungen. Dies alles, beleuchtet vom Dämmerlicht der Lebenskraft, welche sich bei Treviranus in eine Lebensmaterie umgestaltete, sollte ein Bild von den Lebensvorgängen der Pflanze geben. Über Treviranus' Befähigung giebt seine Vorstellung der Lebensmaterie vielleicht den besten Anhalt für das Urtheil.[1])

»Es giebt eine belebte Materie, eine Lebensmaterie, eine Substanz, welcher das Leben nicht zutritt, sondern mit welcher es ursprünglich und wesentlich verbunden ist«. Pag. 6: »Die Lebensmaterie ist nicht bloß zum Behuf einer Hypothese aufgestellt, sondern eine solche ist wirklich vorhanden. Es ist jenes halbflüssige Wesen, welches man durch Kochen, sowie durch die Fäulnis, d. h. durch freiwillige Decomposition, aus allen belebt gewesenen Körpern erhält. Es mag daher diese Materie ursprünglich sein oder dem Zusammenwirken gewisser Elemente ihr Dasein verdanken; gewiss ist, dass diese Elemente niemals unmittelbar einen Organismus hervorbringen, sondern dass immer zuerst jene Materie sich darstelle, die demnach für die Physiologie als elementarisch betrachtet werden muss. Sie ist dem Thierreiche und Pflanzenreiche gemeinschaftlich und lässt sich aus beiden darstellen, wiewohl schwerlich in reiner Gestalt und ohne dass Spuren des Ursprungs zurückbleiben. Der Schleim im Pflanzenreiche, das Eiweiß im Thierreiche, die Gallerte in beiden sind diejenigen sichtbaren Formen, in welchen diese Materie sich noch am reinsten zeigt; sie hat in diesen Formen weder Geschmack noch Geruch, sie ist völlig farblos und durchsichtig und zeigt unter dem Mikroskope nicht die mindeste Zusammensetzung und innere Bildung. — — — Ohne dass solche Materie zum Grunde liege, können belebte Körper nicht entstehen, ohne dass sie ihnen ohne Unterbrechung zugeführt werde, können sie nicht fortdauern; sie ist daher das Material der Zeugung wie der Ernährung. Zu diesem Behufe hat sie zwei Eigenschaften, welche gleich dem Leben von ihrem Wesen unzertrennlich sind, nämlich Theilbarkeit bis ins Kleinste und Gerinnbarkeit. Die Natur der flüssigen wie der festen Körper widerstrebt der Theilung, aber die halbflüssige Gallerte gestattet eine solche schon bei der kleinsten Einwirkung. Die Gerinnbarkeit der belebten Materie ist in ihrem Lebensprincipe selber und nicht in äußeren Einwirkungen begründet. Die Gerinnung des Eiweißes der Gallerte im Blute u. s. w. wird weder durch Wärme noch durch Kälte, noch durch die oxydirende oder austrocknende Einwirkung der Atmosphäre, sondern bei gehöriger Ruhe von außen allein durch ein inneres Princip bewirkt, welches mit keinem andern übereinstimmt und seiner Natur nach uns unbekannt ist. Vermöge dieser Eigenschaft können die Theile nicht nur ihrer Form Dauer geben, sondern auch sich auf verschiedenerlei Weise zusammenfügen und in dieser Verbindung mehr oder minder fest zusammenwachsen.«

1) L. C. Treviranus, Physiologie der Gewächse, 1835, pag. 4.

Digitized by Google

Durch diese Anschauungen, die die volle Achtung der Wissenschaftlichkeit beanspruchten, war natürlich die Thür zu jedem Fortschritt verriegelt. Hatte die Lebenskraft die physikalische Forschung in der Physiologie ganz unnöthig gemacht, so schaffte die Lebensmaterie alle Fragen nach der Qualität des Stofflichen bei Seite. Es war eben alles Lebensmaterie, welche von der Lebenskraft bewegt wurde; damit war jeder Organismus erklärt. Auch die Ernährungsvorgänge gestalteten sich äußerst einfach, sie wurden durch den auf- und absteigenden Saftstrom verrichtet. Der »Saft«, welchen die Pflanzen durch die Wurzeln aufnahmen, stieg in dem Pflanzenkörper auf bis in die Blätter. Hier wurden ihm noch einige Eigenschaften zugefügt. Welche Eigenschaften dies seien und wie dieser Vorgang zu denken sei, darum bemühte man sich nicht weiter. Der »Saft« wurde eben einfach »umgearbeitet« und stieg nun im Pflanzenkörper wieder hinab.[1])

Von der Wichtigkeit der Blätter war also noch eine dunkle Ahnung vorhanden, allein diese Wichtigkeit konnte man nicht mehr begründen. Es wurde also ohne Weiteres den Blättern die Function der Umarbeitung des rohen Saftes zugeschrieben. Das war schon Malpighi's Ansicht.

Von der Aufnahme der Kohlensäure und der Kohlenstoffassimilation ist keine Rede mehr. Das Wort Assimilatiou wird sowohl von Treviranus als auch später zwar zum ersten Male consequent angewendet, allein es bedeutet hier immer die Umwandlung des rohen Nahrungssaftes in Pflanzensubstanz. Die von Ingenhouss und Saussure entdeckte Kohlensäurezersetzung bezweifelt Treviranus.[2]) Freilich waren seine chemischen Kenntnisse so mangelhaft, dass ihm ein Eindringen in jene Arbeiten misslingen musste, doch hält sich Treviranus dennoch für competent, über die großen Physiologen abzuurtheilen. Die Aufnahme der Kohlensäure aus der Luft erscheint Treviranus äußerst unwahrscheinlich. Aber woher stammt denn der Kohlenstoff in den neu entstandenen Wurzeln, Stengeln, Blättern? »Es lässt sich nicht behaupten«, sagt Treviranus, »dass er aus den Samen u. s. w. zu ihnen übergegangen sei in der Form von Kohlensäure, vielmehr geschieht es offenbar in Gestalt eines mit gerinnbarer Materie versehenen Fluidi. Ist es nun nicht erlaubt zu denken, dass das nämliche, was hier von innen die Ernährung bewirkte, sie auch hinreichend effectuire, wenn ihre Quelle sich außerhalb des Gewächses befindet? Die nämliche Materie, welche dort innerhalb der Pflanze circulirte, ist hier auch außerhalb derselben von der Natur zubereitet und hat Zugang zu den Ernährungsorganen. Denn der Extractivstoff der Dammerde, was ist er anders als eben das gerinnbare, bildungslose, aber bildungsfähige Residuum von der Auflösung thierischer und vegetabilischer Theile, die Materie, welche während des Lebens der Pflanze und des Thieres den vornehmsten Bestandtheil derselben ausmachte?« Man

1) Treviranus l. c. p. 426. 2) Treviranus l. c. §§ 234—237.

Digitized by Google

sieht, dass solche Auffassung die vollkommenste Consequenz der Lebensmaterie des Treviranus war. »Warum soll auch das Humusextract die Pflanze nicht ernähren können, da es doch alle Elemente enthält, welche jene braucht? Warum soll erst eine Umwandlung in Kohlensäure nöthig sein?« Durch solche alberne und endlose Fragesätze wird die wirkliche Beantwortung der Frage zu umgehen gesucht. Nichtsdestoweniger glaubt Treviranus durch diese Methode die Frage gelöst, Ingenhouss und Saussure widerlegt zu haben. Seit jener Zeit wurde der Humus allgemein als Nahrungsmittel der Pflanze angesehen.

Freilich war es viel bequemer, bei etwaigen Zweifeln an den vorliegenden Ergebnissen der Forschung ein solches Geschwätz an deren Stelle zu setzen, als jene angezweifelten Versuche nachzumachen. Vor diesem Wege hütete sich Treviranus wohl aus einem von ihm selbst angeführten Grunde: »Nicht nur erfordern die Versuche, deren es dazu bedarf, einen bedeutenden Apparat und eine nicht gemeine Geschicklichkeit, sondern die Resultate haben immer etwas schwankendes, sofern sie mit veränderter chemischer Theorie auch eine wesentliche Veränderung erleiden müssen.« Abgesehen davon, dass diese Furcht nur aus dem gänzlichen Mangel chemischer und physikalischer Kenntnisse entspringen konnte, war allerdings die Lebenskraft und Lebensmaterie bequemer, — die passten immer.

Die Sauerstoffexhalation der grünen Blätter im Sonnenlicht bezeichnete Treviranus als Respiration. Im Übrigen erschien ihm dieselbe wenig wichtig und zum mindesten sehr zweifelhaft, wesshalb er diesen Gegenstand auch nur historisch behandelt und dem Leser anheimstellt, ob er etwa daran etwas Brauchbares finde.

Meyen besaß entschieden mehr Verstand als Treviranus. In seinem System der Pflanzenphysiologie finden sich manche gute Gedanken. Ihm mangelten freilich ebenfalls die nöthigen Vorkenntnisse für physiologische Forschung. Wenn desshalb seine Meinungen, welche er gerade in Dingen, von denen er weniger verstand, abzugeben liebte, unrichtig waren, so waren dieselben im Allgemeinen meist doch nicht so unwissenschaftlich wie bei Treviranus. In Bezug auf die Assimilation findet sich bei Meyen ganz dieselbe Verkennung der wichtigen Grundlagen und ganz derselbe Mangel irgend eines Versuches, einen eigenen Gedanken zu produciren. In wenig Sätze ist das, was Meyen über die Assimilation dachte, zusammengefasst. Kohlensäureaufnahme giebt es nicht. Saussure's Versuche, an sich schon zweifelhaft, hofft Meyen durch künftige eigene Experimente widerlegen zu können und damit die Ernährung der Pflanzen durch Einathmung von Kohlensäure als unrichtig zu erweisen.[1] Dass Kohlensäure überhaupt nicht von den Pflanzen zerlegt werde, schloss Meyen aus Versuchen, die er

[1] Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. II, pag. 149.

Digitized by Google

gemacht, welche darin bestanden, dass er Pflanzen in reinem Marmor kultivirte, den er mit kohlensaurem Wasser begoss[1]). Mit solch einem unsinnigen Versuch beruhigte sich Meyen und hielt ihn für genügend, alle zahlreichen genialen Experimente Saussure's bei Seite zu räumen. Auch Meyen kommt zu der Überzeugung, dass der Humus die Nährstoffe der Pflanzen liefere[2]): »Die löslichen Substanzen des Bodens sind es also, welche in die Pflanzenwurzeln übergehen, und die wirklich nährenden desselben sind: das Humusextract, worin die Humussäure enthalten ist.« — »Die löslichen Substanzen der Dammerde gehen in unverändertem Zustande in die Pflanzen über und werden so von denselben zu Nahrungsstoffen assimilirt. Es wird diese Annahme, welche sich auf wirkliche Beobachtungen gründet, um so wahrscheinlicher, indem die neuere Chemie die Ähnlichkeit einiger jener löslichen Stoffe mit assimilirten Nahrungsstoffen in ihrer elementaren Zusammensetzung nachgewiesen hat. Die Humussäure darf nur etwas Wasser chemisch binden und es entsteht Zucker.« Es ist nicht zu verkennen, dass die Ansichten Treviranus' und Meyen's eine auffallende Ähnlichkeit mit der aristotelischen Ernährungslehre, im günstigsten Falle mit den Ansichten von Malpighi und Mariotte haben, mit dem großen Unterschiede, dass diese 130 Jahre vor Saussure, jene 30 Jahre nach ihm ausgesprochen wurden.

Bei ihrem Landsmann de Candolle[3]) fanden die beiden französischen Forscher, wie auch Ingenhouss, eine gerechtere Berücksichtigung und Würdigung. Bezüglich der Kohlensäureaufnahme acceptirt aber de Candolle die Ansicht Senebier's, dass Kohlensäure nur durch die Wurzeln aufgenommen werde. Diese Vorstellung, an sich schon unfruchtbar, mit der Lehre über die Saftbewegung verschmolzen, brachte allerdings durchaus nichts Neues für die Erkenntnis der Ernährung. Dagegen war sie um so mehr geeignet, den ganzen Vorgang der Kohlenstoffassimilation der Aufmerksamkeit gänzlich zu entziehen, da ja die Aufnahme gasförmiger Nahrung überhaupt von de Candolle geleugnet wird: »Der Fundamentalsatz der ganzen vegetabilischen Ernährungsgeschichte lautet dahin, dass kein Nahrungsstoff anders als mit Hilfe des Wassers in die Pflanze dringen kann. Ohne Wasser keine Vegetation; dies ist eine Thatsache, die unter so mannigfaltiger Gestalt wiederkehrt, dass es unnöthig wird, sie zu beweisen.«[4])

Die Aufnahme dieser flüssigen Nahrung geschieht nur durch die Wurzeln. Mit du Petit-Thouars zweifelt de Candolle an der Aufnahme flüssiger Nahrung aus der Atmosphäre, welche Senebier noch zuließ. Die Blätter nehmen keine Nährstoffe auf und sind gewissermaßen nur die Laboratorien, wo der rohe Saft umgearbeitet wird. »Der aufsteigende rohe Nahrungssaft erhebt sich zu den Blättern, hauptsächlich mit Kohlensäure oder

1) Meyen l. c. Bd. II, pag. 135. 2) Meyen l. c. Bd. II, pag. 140.
3) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiologie, übersetzt von J. Röper, 1833, Bd. I.
4) de Candolle l. c. Bd. I, pag. 48.

Digitized by Google

Substanzen, welche in solche verwandelt werden können, geschwängert. Durch die wässerige Aushauchung verliert er einen sehr grossen Antheil seines Wassers, durch die Zersetzung des kohlensauren Gases verliert er eine grosse Menge Sauerstoff und auf diese Weise wird er auf Kohlenstoff reducirt[1].«

Es war zu bedauern, dass de Candolle sich Senebier's Ansicht so zuneigte und sich nicht in Saussure's Arbeiten vertiefte. Es war so unmöglich, die mit den Stoffwechselprocessen gänzlich verschmolzene Assimilation zu erkennen. Natürlich musste dies so bleiben so lange, als das Dogma von der Unerlässlichkeit der Kohlensäureaufnahme in löslicher Form beibehalten wurde. Auch de Candolle kam also trotz besserer Kenntnisse und besseren Urtheils nicht weiter als die vorhingenannten Gelehrten.

Über die erwähnten Lehrbuchschreiber ragt Dutrochet[2] durch seine größere Gedankentiefe und seine größere wissenschaftliche Energie hervor. Fragestellung und Methode sind hier wieder würdig und führen demgemäß, wenn auch nicht zu weittragenden Resultaten, doch durch klarere wissenschaftliche Besinnung zu einem positiven Gewinn. Die Leistungen Dutrochet's liegen jedoch auf einem anderen Gebiete als das uns hier interessirende. Die Erkenntnis der Assimilation förderte er nicht. Ihm galt die Sauerstoffausscheidung als Kennzeichen der Respiration der Pflanzen. Allerdings zweifelte er nicht, dass trotzdem der Sauerstoff aus der Kohlensäure stamme. Überhaupt hat Dutrochet doch wenigstens Verständnis für Ingenhouss' und Saussure's Arbeiten. Sein Interesse war jedoch nicht intensiv genug auf diese physiologischen Vorgänge gerichtet, dass er schon die Assimilation als abgeschlossenen Vorgang hätte darstellen können. Seine Ansichten über die Ernährung sind dieselben, schon mehrfach oben geschilderten.

Kehren wir wieder zur heimathlichen Wissenschaft zurück, so schien sich im Jahre 1842 ein besserer Geist anzukündigen. Es war das Jahr des Erscheinens von Schleiden's »Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik«.[3] Der frische und rücksichtslose Sausewind, welcher in der Einleitung des Buches daher wehte, schien all' das leergedroschene Stroh zu Haufen und die Bahn für eine neue Generation rein kehren zu wollen. Dies Verdienst ist es, was Schleiden sich auch errungen. Allein wenn sein energisches Wollen auch das dürre Laub von den Bäumen fegte, so war er doch nicht im Stande, grüne Blätter wieder daranzuhängen. Weder seine eigenen induktiven, noch seine sichtenden Arbeiten leisteten das, was noth war. Es war in Schleiden ein bei gescheidten Menschen zuweilen findbarer Mangel der Äquivalenz des Wollens und Könnens. Schleiden war Kritiker, kein Künst-

1) de Candolle l. c. Bd. I, pag. 171.

2) Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 1837.

3) M. J. Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1842.

Digitized by Google

ler. Er selbst kommt oft nicht über die Anschauungen, die er bekämpft, hinaus. So geht es ihm mit der Lebenskraft. Er verdammt mit unbarmherzigen Reden die Versuche der Physiologen, sich durch die Lebenskraft um eine thatkräftige Forschung herumzuschlängeln. Allein es gelingt ihm selbst nicht, die getadelte Vorstellung ganz abzulegen. Er will nicht durchaus zweifeln, nur verlangt er, dass man zunächst die Erscheinungen durch die bekannten Kräfte zu erklären suche und dann erst, wenn sich ein unerklärbarer Rest finde, eine Lebenskraft acceptire. Dies that er denn auch selbst, indem er die Lebenskraft als formbildendes Princip in der Maske des nisus formativus wieder einführte.

Die Ernährungslehre in Schleiden's Lehrbuch giebt ein Zeugnis, wie er durch sein kategorisches, zersetzendes Auftreten ohne schöpferische Kraft fast ebensoviel Schaden als Nutzen gestiftet. Wegen der Energie, mit welcher offenbarer Unsinn über den Haufen geworfen wurde, musste der Leser ein großes Zutrauen zu diesem Manne fassen. Allein dies zu große Vertrauen verleitete dazu, alles für baare Münze zu nehmen, weil das Gepräge im ganzen Buche dasselbe war.

Schleiden's Urtheil über die Schematisirung der Pflanzenernährung durch die Physiologen ist durchaus gerecht: »Einerseits hat man sich damit begnügt, nach oberflächlicher Auffassung der leichter in die Augen fallenden Erscheinungen über die denselben zu Grunde liegenden Vorgänge rein aus der Phantasie gegriffene Romane zusammenzuträumen, wobei selbst in unserem Jahrhundert zuweilen noch die ganze chemische und physikalische Rohheit und Unbeholfenheit des Mittelalters mitsprechen, theils hat man mit eben derselben physikalischen, chemischen und physiologischen Bildungslosigkeit die unsinnigsten Experimente angestellt und die daraus gewonnenen Resultate ebenso sinnlos zu Theorieen verarbeitet.«[1]) Das geht auf Treviranus und Meyen und ist durchaus gerecht und wahr. Aber ebenso unwahr als gewissenlos ist es, wenn Schleiden auch über das brauchbare vorliegende Forschungsmaterial folgendermaßen aburtheilt: »Nichts ist zur Zeit noch schwerer, ja unmöglicher, als eine neue, dem Pflanzenleben entsprechende Anordnung der Thatsachen zu geben, weil wir hier wie fast überall bei einem großen Ballast völlig werthloser Untersuchungen noch so gut wie gar kein brauchbares Material haben, welches wir zu Grunde legen könnten.« Mit solchen Worten wurden Ingenhouss, Senebier, Saussure in die Rumpelkammer verwiesen, und es wagte Niemand an der Berechtigung dafür zu zweifeln. Mangel an Verstand ist es bei Schleiden nicht, welcher zu solchen Urtheilen verleitet, allein dafür ist ihm der Vorwurf der leichtsinnigsten Oberflächlichkeit zu machen. Er machte keinen Unterschied zwischen Treviranus-Meyen und Ingenhouss-Saussure. Sind die Versuche der ersteren unsinniges Zeug, so hält Schleiden auch den größten Theil von Saussure's

1) Schleiden l. c. II, pag. 465.

Digitized by Google

Versuchen für völlig unbrauchbar. Es ist gar nicht möglich, dass Schleiden die Werke von Ingenhouss und Saussure dem Studium unterworfen hat, denn er könnte sonst nicht mit einem Satz wie dem folgenden schließen: »Auf diese Weise scheint, wenigstens soweit bis jetzt die Thatsachen vorliegen [die Richtigkeit der angeführten Versuche vorausgesetzt], vollkommen festzustehen, dass die Pflanzen sich nicht auf Kosten der Kohlensäure der Atmosphäre durch die grünen Theile nähren; aber ich bin dabei, wie schon angegeben, der Überzeugung, dass hier noch viele Versuche angestellt werden müssen, wenn sie genügende Aufschlüsse gewähren sollen.« [1]) Was hätten wohl neue Versuche Schleiden genützt, da er aus den alten nicht einmal das Richtige herausfand; neue Experimente würde er wohl ebenso rücksichtslos behandelt und verkannt haben wie die alten.

Damit war denn das Ziel erreicht, welches Schleiden sich zu stecken schien. Das Gute wie das Schlechte war spurlos verschwunden, eine vollständige tabula rasa hergestellt. Was Schleiden selbst über die Ernährung zu Tage förderte, war nicht geeignet, diese Leere auszufüllen, sondern es enthielt überhaupt die Negation, dass dies nothwendig sei. Eine Ernährungslehre des lebenden Pflanzenorganismus war ganz unmöglich, da Schleiden an die Spitze der seinigen den Satz stellte: »Die Ernährung der ganzen Pflanze besteht nur in der Ernährung ihrer einzelnen Zellen. Es gilt also alles, was vom Zellenleben in dieser Beziehung gesagt worden ist, auch für die Pflanze. [2])

Diese Ansicht machte die Übertragung eigener Funktionen an besondere Pflanzentheile ganz unnöthig und unmöglich. Organe der Pflanze gab es nun nicht mehr. Jede Zelle fungirte als »Elementarorgan« und führte, obgleich im Verbande mit gleichen Organen, ein egoistisches Dasein: »Jede Zelle ernährt sich für sich und nach ihrer eigenthümlichen Natur auf andere Weise.« — »Bei der Selbständigkeit des Lebens der einzelnen Zellen können nämlich in und an bestimmten Zellen Processe vor sich gehen, die für das Leben der benachbarten Zellen und somit der ganzen Pflanze ohne alle Bedeutung sind, während Vorgänge in an sich todten Zellen durch ihre Einwirkung auf andere lebende doch noch für die ganze Pflanze wichtig werden können.« [3])

Auf diese Weise war der physiologischen Forschung der Weg gründlich verlegt. Die Pflanze war kein Organismus mehr, mit dessen Verrichtungen sich ein Studium zu befassen hatte, um den Gesammteffekt zu verstehen. Die Pflanze war eine Association von Organen, die aber nicht, wie es sonst bei einer Association von Arbeitskräften der Fall ist, auf einen gemeinsamen Zweck hinarbeiten, sondern nur zufällig stecken diese Elementarorgane in einer gemeinsamen Haut. Die Pflanze war so eine Art

1) Schleiden l. c. II, pag. 482. 2) Schleiden l. c. II. pag. 466.
3) Schleiden l. c. II, pag. 464.

Digitized by Google

Rattenkönig, dessen Glieder, an einander gekettet, doch nur für ihren eigenen Magen Sorge tragen, oder wie es Haeckel, aber in vollem Ernste nennt: eine Zellenrepublik.

Es gab keine Physiologie mehr, denn ihr trauriger Zustand hatte Schleiden dazu gedrängt, dies krankhafte Anhängsel der botanischen Wissenschaft lieber ganz herauszuschneiden, um vielleicht noch den ganzen Baum des Wissens zu retten. Ich kann nicht umhin, als beste Illustration des eben Gesagten das Schlusswort aus Schleiden's Grundzügen hierher zu setzen. Es lautet:

Schlusswort.

»Die Unzulänglichkeit und Mangelhaftigkeit unserer allgemeinen Botanik wird allgemach von tüchtigen Forschern anerkannt. Man hat geglaubt, von größerer Ausbildung der Physiologie und Anatomie Besserung erwarten zu dürfen, und selbst der Systematik von dorther Hülfe versprochen. Die Dürftigkeit der Physiologie, wie ich sie vorstehend, befreit von allem ihr nicht Gehörigen, gewöhnlich aber in sie Eingemengten, gegeben, lässt dazu wenig Hoffnung übrig. Dem aufmerksamen Leser der Morphologie wird nicht entgangen sein, dass die Anatomie auch nicht viel erwarten lässt. Woher soll denn Rath kommen? Von der Betrachtung der äußern Formen, aber nicht in der Weise, wie sie bisher principlos und oberflächlich getrieben, sondern von dem Erstreben einer Morphologie als Wissenschaft, deren Princip nur die Entwicklungsgeschichte sein kann. Diesen Weg zu weisen und nach besten Kräften den Eingang zu gewinnen und zu reinigen, war in diesem Werke meine Aufgabe. Mögen bessere Männer das Werk fortführen.«

Hier endet die Pflanzenphysiologie. Das war Schleiden's Werk. Er hatte allerdings »den Weg gereinigt«, aber so gründlich, dass kein Hälmchen Grünes mehr zu sehen war. Den Weg »gewiesen« aber hat er nicht, denn das konnte nur geschehen, wenn das Richtige vom Falschen durch eine positive Kritik geschieden worden wäre. Wenn man Schleiden häufig das Verdienst eines Reformators unserer Wissenschaft zuschreibt, so ist dies nicht gerechtfertigt. Er hat wohl eingesehen, wie misslich es mit Forschern und Forschung stand, und hat mit seiner Meinungsäußerung wohl den Nutzen gestiftet, den falschen Autoritätsglauben zu erschüttern, dann aber, nachdem er nichts übrig gelassen, hat er Wissenschaft und Forscher ihrem Schicksal überlassen. Hier fehlte die Kunst, die das Zerstörungswerk des Willens hätte bessern sollen. Indem er die falschen Propheten stürzte, hat er sich selbst als solcher aufgethan und in seiner Person eine Autorität geschaffen, die noch Jahrzehnte hinaus Schaden stiftete. Die Gelegenheit, Einfluss zu gewinnen, war ja genügend gegeben, da sein Buch mit Vorliebe studirt wurde, denn es bereitete ja selbstredend das Lesen dieses geistvollen Buches mehr Genuss als die trüben Werke von Treviranus u. s. w.

Digitized by Google

Bei diesem Stande der Physiologie hörte man natürlich auch von der Assimilation nichts mehr.

Das 1856 erschienene Lehrbuch von Schacht [1]), welches zwar ein an eigenen Einzelbeobachtungen reiches war, in dem aber leider kaum ein Blümchen eines Gedankens blühte, diente nicht dazu, die Wissenschaft zu repräsentiren oder die Schüler zu selbständigem Fortschreiten anzuregen. Die Physiologie erscheint hier in der ganzen erbarmungswürdigen Dürftigkeit, in der sie Schleiden den Botanikern vorgestellt hatte.

Leider wandten sich die fähigen Forscher, welche heute als Zierden unserer Wissenschaft gelten, Mohl, Nägeli, Hofmeister damals anderen Fragen als physiologischen zu. Und so kam es denn merkwürdigerweise wieder dahin, dass die Pflanzenphysiologie unabhängig von der Botanik ein Zeichen neuen Lebens von sich gab.

Liebig in Deutschland, Boussingault in Frankreich waren es, welche die Ernährung der Pflanzen in ein neues Licht setzten. Ich will nicht versuchen, den Effekt zu schildern, welchen das Erscheinen von Liebig's »die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie« hervorrief. Darüber würde ich mir wohl eher Belehrung bei einem Theil der Leser holen können, welche diesen Augenblick mit erlebten. Auch ein näheres Eingehen auf den Inhalt würde eine Abschweifung von meinem Thema sein. Liebig schuf nicht etwa etwas principiell Neues in der Theorie der Ernährung; er war der klar blickende Geist, dem es gegeben war, das Wahre vom Unwahren zu unterscheiden. Unbekümmert um die ebenso unreifen wie wissenschaftlich unhaltbaren Ansichten der Pflanzenphysiologen brachte er die Forschungen Ingenhouss', Senebier's und Saussure's wieder ans Licht und zu Ehren. Die Humustheorie schwand vor Liebig's wissenschaftlichem Blick dahin. Die atmosphärische Kohlensäure als Quelle des Kohlenstoffs wurde nun unzweifelhaft und mit der Annahme von Saussure's Entdeckung der gleichzeitigen Assimilation des Wassers, sowie mit dem Nachweis der Nothwendigkeit der Mineralbestandtheile für das Pflanzenleben war der Assimilationsvorgang von Neuem erkannt. Wenn Liebig im Großen die Conturen der Ernährungslehre zeichnete, so unternahm Bossingnault eine Ausarbeitung des Einzelnen durch genaue Versuche. Seine wichtigste Leistung war die des Nachweises, dass Stickstoff nicht direkt aus der Luft von den Pflanzen entnommen werde.

Bekanntlich drangen Liebig's Anschauungen bei den Botanikern nicht ohne Kampf durch. Ein Misstrauen von dieser Seite war in so fern nicht ungerechtfertigt, als Liebig den gänzlichen Mangel der botanischen Elementarkenntnisse zur Genüge kundgab, aber trotzdem sich für einen Pflanzenphysiologen hielt. Bekannt ist auch, dass Liebig seine Theorie den Botanikern gerade nicht überzuckert reichte, sondern jene durch seine

---

1) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse.

Digitized by Google

Grobheit beleidigte und abstieß. Der Streit, in dem Mohl und Schleiden auf dieser Seite die Vertreter waren, brachte keine Früchte, da weder diese beiden Forscher im Stande waren, mit voller Beherrschung der damals bereits bekannten Thatsachen eine Kritik zu üben, noch sonst ein competenter, physiologisch vollkommen gebildeter Richter unter den Botanikern hätte erstehen können. Dieser Mangel war ja auch vorerst nebensächlich. Das Wichtigste war, dass die Wahrheit in ein helles Licht gerückt war. Es war keine Frage, dass sie sich Bahn brechen würde, und wenn das Verständnis noch fehlte, so war wohl nicht zu zweifeln, dass auch dies sich allmählich finden würde. Bis dahin musste auch die Assimilationstheorie noch auf eine Förderung warten. Liebig machte zwar den Versuch, durch einen genialen Ausspruch die Frage nach den ersten Produkten der Kohlenstoffassimilation zu lösen. Er sprach dafür die Pflanzensäuren an, eine Vermuthung, die heute gänzlich zweifelhaft erscheinen muss, für die aber auch Liebig keinen thatsächlichen Beleg hatte.

Dass Liebig's Wirken nicht ohne Einfluss auf die Botaniker blieb, beweist, dass ein geistvoller Mann wie Unger sein Interesse ernstlich der Physiologie widmete und ein Lehrbuch[1]) schrieb, welches die volle Achtung erhalten darf. Er stellte denn auch den wiederentdeckten Vorgang der Kohlensäurezersetzung nach Saussure, Liebig, Boussingault zum ersten Male zusammenhängend dar. Leider störte auch hier wieder der alte Glaube an die Kohlensäureaufsaugung durch die Wurzeln. Ein Mann darf hier ferner gewiss nicht vergessen werden, da er der Einzige war, welcher den Faden der physiologischen Wissenschaft durch eigene Studien und Versuche fortspann, Th. Hartig. Nicht nur verdanken wir ihm manche wichtige Erkenntnis, die noch heute zu Recht besteht, er verfocht — wie auch später häufiger — auch in der Physiologie als der Einzige mit einer gewissen Hartnäckigkeit manchen dekreditirten richtigen Gedanken, z. B. den, dass die Ernährung von den Blättern besorgt werde.

Begründung der Assimilationstheorie.

1862—1865.

Was im Laufe der Jahre aus den Grundlagen für die Assimilation geworden, haben wir am Ende des eben beschlossenen Abschnittes gesehen. Die geistige Ausbeute Ingenhouss' und Saussure's war verschwunden — zwar nicht vernichtet, aber der Schatz war mit jedem Jahrzehnt tiefer und tiefer gesunken. In Liebig's Hand lag die Wünschelruthe, ihn zu heben und ans Licht zu bringen. Aber er hatte auch noch die Mission, diesen

1) Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855.

Digitized by Google

Schatz für die Welt nutzbar zu machen. Liebig hat gleichsam die Goldbarren der Wissenschaft, welche in Saussure's Untersuchungen niedergelegt waren, in gemünztes Gold umgesetzt und unter das Volk vertheilt. Das war Liebig's Aufgabe und desshalb griff er auch aus Saussure's Ergebnissen gerade das heraus, was einer Umsetzung in praktische Nutzanwendung am meisten fähig war, die Lehre von der Bedeutung der Mineralbestandtheile.

Die Wiederauffindung jener Errungenschaften genügte jedoch nicht, um die physiologische Erkenntnis vorwärts zu bringen, und trotz der großartigen Erfolge Liebig's war der Pflanzenphysiologie nicht aufgeholfen, denn Liebig kam in der That keinen Schritt über Saussure hinaus. Die Sache lag auch nicht so einfach. Es war nicht möglich, etwa den Faden da wieder aufzunehmen, wo Saussure's Wirken abschloss, und in direktem Weiterschreiten in der angegebenen Richtung zum Endziel zu gelangen. Dies war desshalb unmöglich, weil Saussure's Untersuchungen einen wirklichen Abschluss in der thatsächlichen Erkenntnis der Kohlensäurezersetzung herbeigeführt hatten. Auf diesem Wege kam man nicht weiter. Es konnte höchstens durch genauere Beobachtung und durch fortgeschrittene Technik des Experiments einzelnes schon Bekanntes besser begründet und ergänzt werden, allein man hätte dann nur in die Breite und Tiefe gebaut; der rechte Weg aber ging aufwärts. Es war Eines nöthig. Ein neuer Gesichtspunkt musste gewonnen, von diesem aus die Frage gestellt, die Experimente angestellt werden. Sachs war es, welcher diesen neuen Gesichtspunkt gewann, indem er die Frage nach der Funktion des Chlorophylls stellte. Nach intensiver Beschäftigung mit dem Vorgang der Kohlensäurezersetzung drängte sich Sachs der Gedanke auf, dass nur das Chlorophyll die Ursache dieser Zerlegung sein könne. Obgleich man schon seit Ingenhouss und Senebier wusste, dass in grünen Pflanzentheilen Kohlensäurezersetzung stattfinde, hatte doch Niemand betont, dass dieser Vorgang nur in grünen Organen stattfinden könne, noch Niemand den Gedanken gefasst, dass die Ursache der grünen Farbe, das Chlorophyll, zugleich die Ursache der räthselhaften Kohlensäurezersetzung sein müsse. Zahlreiche Beobachtungen in verschiedenster Richtung hatten Sachs bald die Überzeugung gewinnen lassen, dass keine andere als diese Ansicht über die Funktion des Chlorophylls die Thatsachen erkläre, und es gelang bald, vollgültige Beweise dafür zu bringen.

Hier scheiden sich alte und neue Zeit. Es handelte sich nicht mehr um bloße qualitative und quantitative Erkenntnis eines physiologischen Vorganges, nicht mehr um bloße Feststellung der Regel seines Verlaufes und der Bedingungen dafür. Der Nachweis und die Einsicht in die Causalität dieses Vorganges, das war der gewaltige Fortschritt, welcher erlangt worden war. Freilich wurde auch mit anderen Kräften an die Lösung der Probleme gegangen.

Digitized by Google

Auch Sachs musste, um einen Anknüpfungspunkt zu finden, bis auf Saussure zurückgehen. Hatte Liebig jenes geistige Kapital in lebendige Praxis umgesetzt, so gewann Sachs dasselbe für die Wissenschaft. Er erst deckte den nicht geringeren Werth jener Werke als Fundamente der Wissenschaft, als Quelle für neue wissenschaftliche Erkenntnis auf.

Was Ingenhouss und Saussure vor ihm geleistet hatten, fasste Sachs mit seiner Entdeckung der Chlorophyllfunction zusammen und wurde der Schöpfer der abgeschlossenen Assimilationstheorie.

Die Idee der Chlorophyllfunction machte zunächst ein eingehendes Studium des Chlorophylls selbst nothwendig. Was darüber vorlag, war wenig. Die Phytotomen hatten sich zwar um die Ursache der grünen Farbe der Pflanzen bekümmert, allein sie hatten die Frage nicht durch eine exacte mikroskopische Untersuchung, sondern nach ihrer Art durch Abwägung von allerlei Vermuthungen zu lösen versucht. Erst als Hugo von Mohl mit seinem klaren Verstand und seiner geschickten Hand die Phytotomie in ein frisches und tiefes Fahrwasser brachte und seiner Zeit die Vorstellung von einer ordentlichen Untersuchung erst klar machte, war es anders geworden.

Die anatomische Untersuchung Mohl's über das Chlorophyll[1]) war das Einzige, was als brauchbare Grundlage vorlag. Mohl hatte erkannt, dass das Chlorophyll ein eiweißartiger, durch einen Farbstoff grün gefärbter Körper sei, dessen Substanz bei vielen Pflanzen Amylumkörnchen einschließe. Diese von Mohl gewonnenen Resultate finden sich in dem bekannten Aufsatz von 1837: »Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls« (Vermischte Schriften p. 349 ff.). Eine Ergänzung fand der Aufsatz durch einen weiteren, der 1855 in der Botanischen Zeitung erschien. Wenn es nöthig ist, Mohl's Untersuchungen in kurzem Auszuge zu geben, so halte ich es für überflüssig, die verschiedenen, sich meistens widersprechenden Angaben und Meinungen der übrigen Phytotomen, Link, Moldenhawer, Treviranus, Meyen u. s. w. mitzutheilen. Ihre Deutungen beruhen zum Theil nicht einmal auf eigener Beobachtung und keiner seiner Vorgänger hat Mohl irgend etwas genützt. Vielmehr schaffte Letzterer durch seine Untersuchung alle unklaren Erzeugnisse auf einmal bei Seite.

Nur eine einzige, auf Beobachtung basirende Meinung war vorhanden; es war diejenige Nägeli's, welcher die Chlorophyllkörner für Bläschen, für kleine Zellen hielt. Die Widerlegung dieser jetzt natürlich längst von Nägeli aufgegebenen Behauptung bildet eine wesentliche Aufgabe von Mohl's Abhandlungen. Mohl legte im Einzelnen dar, dass das Chlorophyll nicht als grüner Zellsaft vorkomme; dasselbe sei immer als eine grüne, gallertartige Masse vorhanden, die entweder formlos, bei manchen Algen,

1) Diesen Namen hatten Pelletier und Caventou eingeführt.

Digitized by Google

oder geformt vorkomme. Wo das Chlorophyll bestimmte Gestalt annimmt, ist dieselbe oft von großer Ausbildung, z. B. in den Spiralbändern der Spirogyren. Bei den höheren Pflanzen findet man das Chlorophyll meist in Körnerform. Mohl's Classificirung aller dieser Gestalten nach den morphologischen Differenzen kann ich hier übergehen.

Von größter Bedeutung war jedoch die Entdeckung Mohl's, dass das Chlorophyll Amylumkörnchen enthalte. Er konnte dies sowohl in den Spiralbändern der Spirogyren, als auch in den Körnchen von Chara flexilis durch Jodreaction nachweisen. Dennoch gelang es ihm trotz ausgedehnter Untersuchungen nicht, die Allgemeinheit der Stärkeeinschlüsse zu constatiren. Er unterschied demnach Chlorophyll mit und solches ohne Amylumeinschlüsse. Durch Böhm[1]) wurde in den folgenden Jahren diese letzte Beobachtung corrigirt, indem derselbe noch in vielen von Mohl als stärkefrei bezeichneten Chlorophyllkörnern Stärke nachwies. Mohl suchte die Frage zu lösen, ob das Chlorophyll oder das Amylum sich früher bilde und ob überhaupt eine Beziehung zwischen beiden statthabe. Eine solche Beziehung hatte Mulder[2]) zu entdecken geglaubt und das Chrorophyll für ein Umwandlungsprodukt der Stärke erklärt. Eine genauere Beobachtung Mohl's widerlegte Muller's Ansicht, die an sich ja nichts Unmögliches darstellte. Dagegen kam Mohl selbst nicht zu einem klaren Resultat über die von ihm selbst gestellten Fragen. Bei den Conferven schien ihm das Chlorophyll vor dem Amylum zu entstehen, bei den Phanerogamen dagegen glaubte er das Gegentheil behaupten zu müssen. Diese sich entgegenstehenden Thatsachen drängten ihn zu dem Schluss, dass eine Beziehung zwischen Chlorophyll und Stärke nicht zu finden und beide von einander unabhängige Bildungen seien. Mohl's Meinung über die Bedeutung der Stärke war, dass dieselbe eine Reservenahrung sei, die in den einjährigen Pflanzen für die Ausbildung der Frucht, bei den mehrjährigen aber für die Ernährung der im nächsten Frühjahr austreibenden Knospen bestimmt sei.

Mohl's Beobachtungen hatten das Nothwendigste über Bau und Form der Chlorophyllkörner und das Vorkommen der Stärkeeinschlüsse festgestellt, allein um einen sicheren Ausgangspunkt zu gewinnen, war noch sehr viel zu ergänzen. Sachs unternahm zunächst die Lösung dieser Aufgabe und legte die Resultate in der bekannten Abhandlung in der Flora »Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll«[3]) nieder. Der anspruchslose Titel täuscht über den Inhalt, welcher nicht nur im Wesentlichen aus Sachs' eigenen Untersuchungen über das Chlorophyll besteht, sondern auch die Hypothese über die Chlorophyllfunc-

1) Sitzungsber. der k. k. Acad. d. Wiss. in Wien, 1857.
2) Mulder, Versuch einer allgem. physiol. Chemie, 1844, pag. 272 ff.
3) Flora 1862, No. 9 ff.

Digitized by Google

tion enthält, und gerade diese ist es ja, welche der Abhandlung ihre grundlegende Bedeutung sichert.

Ehe ich diese wichtige Entdeckung behandle, will ich die Mittheilung der Untersuchungen über Form, Structur und Entstehung des Chlorophylls vorausschicken. Da ich voraussetzen darf, dass die Abhandlungen den Lesern bekannt sind oder doch zur Hand liegen, so werde ich für alles noch zu Behandelnde nicht, wie bei der älteren Literatur, das Citat vorwalten lassen, sondern die Resultate summarischer zusammenfassen.

Indem Sachs die Beobachtungen Mohl's mit seinen eigenen vereinigte, ergab sich die Nothwendigkeit, sich eine Vorstellung über das Chlorophyll zu machen, wie sie in den folgenden Zeilen niedergelegt ist.

Das Chlorophyll bildet solide Körper, gewöhnlich in Körnerform, bei einzelnen Pflanzen, z. B. Spirogyra, in auffallend anderer, meist sehr zierlicher Formenbildung sich zeigend. Bei manchen Pflanzen niederer Stufe endlich findet es sich ganz ohne bestimmte Gestalt und ist hier wohl mehr als grüngefärbtes Protoplasma aufzufassen. Nägeli's Bläschenhypothese hat sich als unrichtig erwiesen. Das Chlorophyll besteht jederzeit aus einer Grundmasse von weicher, gallertartiger bis schleimartiger Consistenz, die ihren chemischen Eigenschaften nach eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Protoplasma hat; der grüne Farbstoff ist dieser Substanz in ausnehmend geringer Menge nur eingelagert und von ihr durch seine chemische Beschaffenheit und seine Löslichkeit in verschiedenen Lösungsmitteln verschieden; die Grundmasse der Chlorophyllkörner enthält gewöhnlich Stärkekörner, zuweilen Öltröpfchen.

Durch diese Beobachtungen war man mit dem Assimilationsorgan im fertigen Zustande vollständig bekannt geworden. Eine erweiterte Einsicht in seinen Bau und seine Verrichtung war durch die Beobachtung der Entwicklung des Chlorophylls zu erwarten und es durfte dies Studium namentlich geeignet sein, die Unsicherheit von Mohl's Angaben, ob die Stärke oder das Chlorophyll das Früherentstandene sei, mit beseitigen zu helfen. Sachs hatte demgemäß die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte, über welche noch so gut wie gar nichts vorlag, seinen ersten Untersuchungen angereiht. In dieser Beziehung war nur von Gris [1]) ein geringer Anlauf versucht worden, welcher jedoch weniger zu einem sichern Ergebnis als zu einer sonderbaren und wenig glaubhaften Hypothese über die Chlorophyllbildung geführt hatte. Gris glaubte, das Chlorophyll sei ein Produkt des Zellkerns. Diesen Schluss glaubte er aus dem Umstand ziehen zu dürfen, dass um den Zellkern herum zuweilen in größerer Menge Chlorophyllkörner angetroffen werden.

Die Beobachtungen von Sachs, an einer Reihe Pflanzen ausgeführt, erwiesen diese Ansicht als eine unrichtige und legten zugleich den Vorgang

1) Gris, Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Annales d. sc. nat. 1857.

Digitized by Google

der Chlorophyllbildung zum ersten Mal vollständig und gesichert dar. Aus dem farblosen protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle findet die Abscheidung der Chlorophyllkörner durch allmähliche Verdichtung einzelner Partien desselben statt. Der Process ist mit dem deutlichen Hervortreten der scharf umgrenzten Körner zu Ende. Es ist wohl anzunehmen, dass die Chlorophyllkörner auch chemisch von der Gallerte des Wandbelegs different sind. Da nicht die Gesammtmenge des Wandprotoplasmas bei der Chlorophyllbildung verbraucht wird, so liegen die Körner in einer farblosen Grundgallerte eingebettet. Das Chlorophyllkorn selbst ergrünt am Licht, während die Zwischensubstanz ungefärbt bleibt. Die nahe Beziehung der Chlorophyllkörner zu protoplasmatischen Substanzen, welche Sachs schon aus dem chemischen Verhalten der fertigen Gebilde erwiesen hatte, war nun durch direkte Beobachtung der Abstammung noch bestätigt.

Der Zweck dieser Untersuchungen war wesentlich der, die Idee, welche Sachs sich schon vorher über die Beziehung der Stärkeeinschlüsse zum Chlorophyll gebildet hatte, als eine der Wirklichkeit entsprechende, zu sichern. Die Hypothese über das genetische Verhältnis zwischen Stärke und Chlorophyll bildet den Hauptpunkt der Abhandlung. Sachs sprach diese Hypothese nur im Anschluss, nicht auf Grund der eben mitgetheilten Untersuchungen über das Chlorophyll aus. Dieselbe hatte sich ihm schon früher aus seinen Beobachtungen über die Umwandlung und Wanderung der Stärke ergeben.[1])

»Die Stärke in den Chlorophyllkörnern ist ein Produkt des lebendigen Chlorophylls und es ist ganz allgemein auszusprechen, dass die Stärke in dem Chlorophyll durch die assimilirende Thätigkeit des letzteren entsteht.«

So ist der kurze Wortlaut der Hypothese von Sachs, welche fast die ganze Theorie der Assimilation enthält. Die Kohlensäurezersetzung, deren einziges sichtbares Zeugnis bisher die Sauerstoffabscheidung war, war nun nicht mehr eine unbestimmte Vorstellung. Der Vorgang war mit geistigem Auge scharf und deutlich sichtbar. Der Ort der Kohlensäurezersetzung war gefunden, das Produkt derselben lag in sichtbarer, greifbarer Gestalt vor dem Beobachter.

Für die vorläufige Begründung der Hypothese der Chlorophyllfunction hatte Sachs genug Beobachtungen zur Hand, welche nun durch die Hypothese der Erklärung fähig wurden. Nur durch die Annahme der Stärkebildung im Chlorophyll war es erklärlich, dass in den jungen Chlorophyllkörnern gar keine oder nur kleine Stärkekörner sich finden, die um so größer werden, je älter das Chlorophyllkorn selbst wird. Wenn man an-

1) Da diese Untersuchungen in Pringsheim's Jahrbüchern publicirt wurden, so kamen sie erst später als der Aufsatz in der Flora an die Öffentlichkeit. Die Abhandlung ist betitelt: Über die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern. Jahrbücher f. wiss. Bot. III, 1863, pag. 184 ff. Für das oben Gesagte zu vergl. bes. pag. 201 f., 205 f.

Digitized by Google

nehmen wollte, dass das Material der Stärke schon in den Pflanzen vorhanden war und in den Chlorophyllkörnern nur abgelagert würde, so tritt man in Widerspruch mit anderen unleugbaren Thatsachen. Zum Beispiel wird bei der Keimung die Reservenahrung, welche im Samen niedergelegt ist, von der erwachenden Pflanze verbraucht; am Schluss der Keimung findet sich in der jungen Pflanze weder Stärke noch sonst ein Kohlehydrat. Die Entwicklung schreitet fort, die Pflanze entfaltet ihre jungen Blätter, welche in ihren Chlorophyllkörnern bald unzählige Stärkekörnchen enthalten. Da nun nachweislich an keinem Ort der Pflanze Stärke vorhanden war, so kann dieselbe den Blättern nicht zugeführt, sie muss in den Chlorophyllkörnern entstanden sein.

Von ihrem Entstehungsort wird die Stärke aus den Blättern den übrigen Pflanzentheilen zugeführt, um als Material zum Aufbau der Organe zu dienen. Bei dem Übertritt aus den Blättern in andere Pflanzentheile, bei ihrer Wanderung durch den Pflanzenkörper erleidet die Stärke mannigfaltige Modificationen. Sie wandelt sich in Glycose, Dextrin, Rohrzucker, Inulin, Öl um [1]), um transportfähig zu werden und, endlich an den Ort ihrer Bestimmung gebracht, dort zum Bau der Zellhaut verbraucht oder in großer Menge wieder als Stärke niedergeschlagen und abgelagert als Reservestoff für künftige Entwicklung zu ruhen.

Alle diese Thatsachen stimmen mit der Annahme der Chlorophyllfunction nicht nur überein, sondern werden erst durch sie verständlich. Außerdem erklärt sich aber auch aus derselben die Erscheinung, dass bei Chlorophyllmangel die Pflanze zu Grunde geht, weil das Assimilationsorgan, die Vorbedingung aller Ernährung, fehlt.

So hatte denn die seit 80 Jahren bekannte, bis dahin ganz räthselhafte Thätigkeit der grünen Pflanzenorgane im Sonnenlicht durch die Entdeckung der Chlorophyllfunction ihre Erklärung gefunden.

Sowohl die eben besprochene Abhandlung in der Flora, als auch ein im folgenden Jahre publicirter Aufsatz [2]) brachte über das chemische und optische Verhalten des Farbstoffs, sowie über die chemischen Verhältnisse der Chlorophyllkörper eine Anzahl ergänzender Beobachtungen. Von größtem Interesse war der sichere Nachweis der unbedingten Nothwendigkeit des Eisens für die Chlorophyllbildung. Vom Fürsten zu Salm-Horstmar [3]) war durch Culturversuche in reiner Kohle, welcher Nährsalze mit Ausschluss des Eisens zugefügt waren, bei Haferpflanzen die Chlorose künstlich hervorgerufen worden. Ihre Heilung durch Zuführung von Eisensalzen

1) Die Untersuchungen von Sachs über die Umwandlung und Wanderung der Stärke können, als in die Theorie des Stoffwechsels gehörig, hier nur kurz erwähnt werden. Ausführlicheres Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. III.

2) J. Sachs, Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora 1863, No. 13 f. Die zahlreichen Einzelheiten können hier nicht aufgeführt werden.

3) Versuche und Resultate über die Ernährung der Pflanzen, 1856.

Digitized by Google

war auch Gris Vater und Sohn gelungen, sogar der locale Einfluss von Eisensalzen auf die bleichen Blätter, welche nach dem Befeuchten an den entsprechenden Stellen ergrünten, nachgewiesen. Da äußerst geringe Eisenmengen genügen, um die Chlorose zu heben, so war die erste Bedingung für die Sicherheit solcher Versuche die Möglichkeit, das Eisen nach Willen vollständig auszuschließen. Solche ebenso sichere als schlagende Beweise für die Unentbehrlichkeit des Eisens zur Chlorophyllbildung erlangte Sachs durch die von ihm eingeführte Methode der sogenannten Wasserculturen, d. h. der Erziehung von Pflanzen mittelst künstlicher Nährstofflösungen, bestehend aus reinen Salzgemischen in destillirtem Wasser. Fehlt unter diesen Salzen das Eisen, so werden zwar die Keimblätter grün, da der Same selbst eine geringe Quantität Eisen enthält, die später erscheinenden Blätter sind farblos und die Pflanze geht, wenn ihr kein Eisen gereicht wird, zu Grunde. Hebt man den Mangel durch Darreichung minimaler Eisenmengen, so ist es möglich, die Pflanze von der Krankheit zu heilen; ihre Blätter werden grün und damit ist ihnen die Fähigkeit, als Ernährungsorgane zu fungiren, zurückgegeben.

Trotzdem behauptete W. Knop kurioser Weise noch 1869, es sei ungewiss, ob beim Ergrünen durch Zuführung eines Eisensalzes das Eisen oder die Säure wirke. Er unterschied an etiolirten Pflanzen Bleichsucht und Gelbsucht, also zwei verschiedene Krankheiten. Die bleichsüchtigen Pflanzen sollten durch Eisenlösungen nicht zum Ergrünen gebracht werden, nur bei den Gelbsüchtigen sollte dies gelingen. Knop's Unterscheidungen suchten eine ganz verständliche Erscheinung möglichst ins Unklare zu bringen, indem er das Etiolement und die Chlorose zusammenwarf. Seine Angabe, dass chlorotische Pflanzen nicht durch Eisen ergrünen, beruht auf ungenügender Versuchsanstellung und ist falsch.

Die Entstehung der Stärke aus Kohlensäure und Wasser im Chlorophyll war ein kaum zu bezweifelndes Factum. Man wusste jedoch schon von Alters her, dass die Kohlensäurezersetzung selbst in grünen Pflanzentheilen nur unter gewissen Bedingungen stattfinde. Die Nothwendigkeit des Sonnenlichts für die Assimilation war nach Ingenhouss' und Saussure's Untersuchungen eine ausgemachte Thatsache. Aus den älteren Beobachtungen über das Etioliren der Pflanzen im Finstern war aber zweitens bekannt, dass das Sonnenlicht auch für das Hervorrufen der grünen Färbung der Blätter unentbehrlich sei. Man konnte aber alle diese Thatsachen nicht in Beziehung zu einander bringen; zum Ergrünen der Pflanzen war Sonnenlicht nöthig, diese grüne Farbe und Licht waren aber die beiden, wie man glaubte, ziemlich gleichwerthigen Bedingungen für die Kohlensäurezersetzung.

Durch die Entdeckung der Chlorophyllfunction musste sich diese Auffassung ganz ändern und die Beziehungen wurden klar und durchsichtig; das Chlorophyll war das Organ der Assimilation, diese selbst nur eine Ver-

Digitized by Google

richtung des Chlorophylls. Das Licht war also die alleinige Bedingung für die Existenz des Chlorophylls und für seine Function. So ermöglichte erst Sachs' Hypothese eine klare Fragestellung nach der Wirkung des Lichtes und zeigte zugleich, wie der experimentelle Weg zu nehmen sei.

Der Einfluss des Lichtes auf das Chlorophyll und die Wirkung des Lichtes auf die Assimilation, das waren die beiden Richtungen, welche Sachs nun bei seinen weiteren Forschungen einschlug. Schon in seinen früheren Untersuchungen hatte er die erste Frage behandelt. Weitere Resultate theilte er in einer Publikation in der Botanischen Zeitung 1862 [1]) mit, im Anschluss an die durch den Titel bezeichneten Untersuchungen. Es wurde hier die schon im Jahre 1859 [2]) publicirte Thatsache bestätigt, dass für den Formungsprocess der Chlorophyllkörner das Licht nicht nothwendig sei. Die Körnerbildung aus dem Wandprotoplasma der Zelle geht auch in tiefster Finsternis vor sich; es ist allerdings eine Förderung der Körnerbildung, wenn diese im Lichte erfolgt, nicht zu verkennen. Unbedingt nothwendig ist jedoch das Licht nur für die Bildung des Farbstoffs. Bei der Feststellung dieser Thatsache ergab sich das unerwartete Resultat, dass Sonnenlicht geringerer Intensität das Ergrünen beschleunigt, im intensiven Sonnenlicht dagegen die Chlorophyllbildung langsamer fortschreitet. Pflanzen wurden hinter einem Papierschirm schneller grün, als unbedeckte, von den Sonnenstrahlen unmittelbar getroffene.

Die Abhängigkeit des Ergrünens vom Sonnenlicht musste nach diesen Experimenten als Regel ausgesprochen werden. Allein fast gleichzeitig fand Sachs eine auffallende Ausnahme von dieser Regel in dem Verhalten der Keimpflanzen verschiedener Gymnospermen, von Pinus Pinea, sylvestris und Thuja orientalis. Diese bilden ihr Chlorophyll, das beiläufig erwähnt vom Chlorophyll der Angiospermen durchaus nicht verschieden ist, in völliger Finsternis aus. Anscheinend stand diese Ausnahme doch nicht so ganz isolirt, denn es fanden sich verschiedene Angaben älterer und neuerer Zeit, welche für die Möglichkeit der Chlorophyllbildung ohne Mitwirkung des Lichtes zu sprechen schienen. Da waren z. B. die Angaben de Candolle's, welcher gefunden hatte, dass Embryonen innerhalb ihrer undurchsichtigen Samenschale grün geworden, Chlorophyll gebildet hatten, ferner dass im Holz Chlorophyll vorkäme. J. Böhm [3]) hatte die Entstehung von Chlorophyll im Gewebe der Kartoffeln, die im Licht gelegen, bemerkt. Das Chlorophyll hatte sich unter der undurchsichtigen Schale, also anscheinend ohne Licht, gebildet.

---

1) Über den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitung 1862, pag. 365.

2) Lotos, Zeitschr. f. Naturw. 1859. Prag.

3) Sitzungsber. der k. k. Acad. d. Wiss. in Wien, XXXVII, 1859.

Digitized by Google

Durch eine neue Untersuchung von Sachs[1]) zeigte es sich, dass alle diese ebengenannten Ausnahmen Täuschungen seien. Mittelst eines einfachen Apparates, den Sachs Diaphanoskop nannte, wurden Gewebe verschiedener Form in verschiedener Dicke auf ihre Durchgängigkeit für Lichtstrahlen untersucht. Es stellte sich heraus, dass das Licht noch mit namhafter Intensität mehrere Centimeter tief in das Gewebe eindringt. Gewebe, welche man für undurchsichtig hält, sind für das Licht oft noch stark durchgängig. So erklärt sich die Entstehung von Chlorophyll an scheinbar dunklen Orten, wie z. B. in den von der Samenschale umschlossenen Embryonen, unter der Kartoffelschale etc. Indem Sachs seinem Diaphanoskop noch ein Prisma beifügte, untersuchte er die Durchgängigkeit der Gewebe für Strahlen verschiedener Brechbarkeit. Dieser kleine Apparat verdient wohl desshalb der Erwähnung, weil er eines der ersten Spektroskope darstellt. Mit demselben untersuchte Sachs das Spektrum des lebenden Chlorophylls und fand, dass dasselbe mit dem der Chlorophyllösung übereinstimmt.

Waren durch diese Untersuchungen über Durchlässigkeit der Gewebe für Licht jene scheinbaren Ausnahmen getilgt, so blieben die Nadelholzkeime als Ausnahme bestehen. Ihr abweichendes Verhalten ist heute noch unerklärt. Wir müssen annehmen, dass das Chlorophyll der Gymnospermen für seine Ausbildung des Lichtes nicht bedarf.

Bald darauf wies Sachs nach, dass nicht das Licht allein, sondern dass eine höhere Temperatur für die Chlorophyllbildung Bedingung sei[2]), und zwar eine Bedingung, welche ganz allgemeine Geltung hat. Auch die Keime der Gymnospermen brauchen, obwohl kein Licht, doch eine bestimmte Temperatur, um im Finstern zu ergrünen. Licht ohne eine bestimmte Temperatur über dem Nullpunkt, deren Minimum von den specifischen Eigenschaften der Pflanzen abhängt, ist in keinem Falle genügend, um Chlorophyllbildung hervorzurufen. Eine höhere Temperatur allein kann, wie Sachs nachwies, kein Ergrünen bewirken.

Dadurch wurde Böhm's[3]) Meinung widerlegt, welcher aus einer Beobachtung, dass Pinuskeime bei niederer Temperatur von 5—7° R. nicht ergrünen, schloss, das Licht bewirke gar nicht die Chlorophyllbildung, sondern die Wärme übe diese Wirkung. Es standen schon ohnehin einer solchen Ansicht so viel Thatsachen entgegen, dass sie sich sogleich als unrichtig erweisen musste. Außerdem waren Böhm's Versuche mit einer so unglaublichen Ungeschicklichkeit angestellt, dass sie fast humoristisch wirken, und seine Schlussfolgerung war durchaus mangelhaft. Desshalb

1) Über Durchleuchtung von Pflanzentheilen. Sitzungsber. der k. k. Acad. d. Wiss. in Wien, XLIII, 1860.

2) Sachs, Über den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. Flora 1864, No. 32.

3) Sitzungsber. der k. k. Acad. d. Wiss. in Wien, XLVII, 1863.

Digitized by Google

kann ein näheres Eingehen auf diese Publikation, die durch eine Polemik Böhm's mit Sachs unverdient bekannter wurde, hier nicht stattfinden.

Die eben mitgetheilten Thatsachen über die Beziehung des Lichtes zum Chlorophyll waren nur als vorläufige zu betrachten. Alle bisherigen Versuche über die Lichtwirkung waren in gemischtem, weißem Sonnenlicht angestellt worden. Die bekannte Zusammensetzung des Lichtes verlangte, wenn eine Einsicht in seine Wirkungsweise gewonnen werden sollte, die Prüfung der Leistungsfähigkeit der getrennten Strahlen verschiedener Brechbarkeit. In diesem Sinne unternahm Sachs seine ausgedehnten, von einem überraschenden Resultat begleiteten Untersuchungen der Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf das Chlorophyll und die Assimilation.

Über das Ergrünen in verschiedenfarbigem Licht hatte schon Daubeny [1]) 1836 Beobachtungen angestellt. Doch waren erst Gardner [2]) und nach ihm Guillemin [3]) im Stande, bestimmtere Resultate vorzulegen. Guillemin's Versuche namentlich, in ihrer Methode die sorgsamsten, bestätigten die Angaben Gardner's, dass die gelben und benachbarten Strahlen des Spektrums die größte chlorophyllbildende Kraft besäßen. Sachs knüpfte an diese Versuche an, stellte jedoch eine andere Frage und löste dieselbe durch eine andere Methode.[4]) Die Specialisirung der Frage bezüglich der einzelnen Spektralfarben war auch noch nicht angezeigt. Die Lösung einer allgemeineren Frage musste voraufgehen. Die verschiedene Wirkungsweise der gelb-rothen und blauen Hälfte des Spektrums auf chemische Vorgänge war bekannt. Wenn auch die Möglichkeit vorlag, dass diese Regel auch für die chemischen Processe in der Pflanze Geltung habe, so war diese Übertragung doch nicht ohne Weiteres richtig. Sachs gelangte durch seine Untersuchungen denn auch zu dem überraschenden Resultat, dass es vorwiegend in der gelb-rothen Hälfte des Spektrums liegende Strahlen sind, welche chemische Bewegung in der Pflanzenzelle anregen. Sachs' Methode der Untersuchung war die, dass er sich zwei Lösungen farbiger Salze herstellte, welche das Spektrum gerade in zwei Hälften theilten. Bichromsaures Kali und Kupferoxydammoniak hatten sich schon früher als zweckmäßig erwiesen, bestimmte Strahlen des Spektrums auszuschließen. Die Lösung des Kaliumbichromats lässt nur die Strahlen vom Roth bis Gelb und wenig Grün passiren, das Kupferoxydammoniak gestattet nur blauen und violetten Strahlen den Durchgang.

Zur Beobachtung des Ergrünens in verschiedenfarbigem Licht wurden nun etiolirte Pflanzen, von einem Mantel der genannten Lösungen umgeben, den Sonnenstrahlen ausgesetzt. Seiner Fragestellung entsprechend be-

1) Philos. Transactions 1836, p. 149 ff. On the action of light.

2) Gardner, Froriep's Notizen 1844, Bd. 30, No. 11.

3) Guillemin, Product de la chlorophylle. Annales d. sc. nat. 1857, VII, pag. 160.

4) Sachs, Flora 1862 und Botan. Zeit. 1864. No. 47 ff. Wirkungen farbigen Lichtes auf die Pflanzen.

Digitized by Google

obachtete Sachs gleichzeitig die Wirkung dieser Strahlen verschiedener Farbe auf einen bekannten chemischen Vorgang. Es eignete sich dazu am besten die Zersetzung der Silbersalze, deren vergleichende Beobachtung durch Einbringen eines Stückes photographischen Papiers unter den farbigen Recipienten neben die Pflanze ermöglicht wurde. Es zeigte sich nun, dass das Ergrünen, d. h. die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes im gelb-rothen Licht eben so schnell, sogar oft schneller erfolgt als im blauen Licht, während photographisches Papier im ersten Falle kaum alterirt wird, dagegen unter dem Einfluss der blauen Strahlen die energische Zersetzung des Silbersalzes anzeigt. Es enthält also sowohl die blaue als die rothe Hälfte des Spektrums Strahlen, welche die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes bewirken.[1] Die Wirkung des Lichtes auf das Ergrünen der Pflanzen ist nicht proportional seiner Wirkung auf Silbersalze.

Das erhaltene Resultat war immerhin ein nicht allgemein erwartetes, denn es entsprach durchaus nicht der Vorstellung über die sogenannten chemischen Strahlen.

Die Unzulässigkeit der Bezeichnung der blauen und violetten Strahlen des Spektrums trat noch mehr hervor, als Sachs seine, in ganz gleicher Weise wie die eben geschilderten ausgeführten Experimente über die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Assimilation publicirte.[2]

Wie das Ergrünen, ist auch die Assimilation unter dem Einflusse farbiger Strahlen schon früher beobachtet worden. Nur Draper's Untersuchungen[3] verdienen hier genannt zu werden, da sie allein von Werth gewesen sind und bleiben werden. Draper brachte seine Objekte, Blätter von Landpflanzen, welche sich in Glasröhren mit kohlensäurehaltigem Wasser befanden, in die verschiedenen Zonen des Sonnenspektrums. Alle Blätter wurden unter gleichen Bedingungen den Strahlen des Spektrums ausgesetzt. Die Assimilationsintensität ergab sich aus der Menge des abgeschiedenen Sauerstoffgases, welche Draper volumetrisch bestimmte. Die sorgfältige Untersuchung Draper's ergab richtige Resultate, wie in neuerer Zeit durch Pfeffer's Arbeit erwiesen wurde. Draper's Beobachtungen ließen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: Das Maximum der Kohlensäurezersetzung fällt mit dem Maximum der Helligkeit zusammen, stark brechbare Strahlen bewirken keine Kohlensäurezersetzung. Die Gasabscheidung hängt nicht von der erwärmenden Kraft des Spektrums ab. Schon im äußersten Roth wird wenig Gas abgeschieden. Dunkle Wärmestrahlen bewirken gar keine Kohlensäurezersetzung.

---

1) In einer alkoholischen Lösung verhielt sich das Chlorophyll anders. Die Lösung wird durch gelbes Licht entfärbt, bleibt dagegen hinter blauem Licht lange unverändert. Sachs, Handbuch, pag. 13.

2) Botan. Zeitung 1864.

3) Draper, Annales de Chimie et Physique 1844, pag. 244 ff.

Digitized by Google

Diesen letzten Satz bewies Draper, indem er eine Versuchsröhre mit einem Blatt in den Focus eines Metallspiegels brachte, vor dem ein Holzfeuer stand.

Sachs ließ bei seinen Untersuchungen die Einzelleistung der Spektralfarben noch außer Acht. Er experimentirte wieder unter Anwendung der schon genannten farbigen Salzlösungen zur Erlangung bestimmter Strahlen. Die Frage wurde in ähnlicher Weise, wie bei den oben besprochenen Versuchen über das Ergrünen gestellt. Es sollte auch hier entschieden werden, ob die blaue oder gelbe Hälfte des Spektrums in gleicher oder verschiedener Weise bei der Assimilation mitwirken, und welchen Vergleich diese Wirkung mit derjenigen bekannter, durch das Licht bewirkter chemischer Spaltungen zulässt. Von diesen Untersuchungen war schon ein sichereres Resultat desshalb zu erwarten, weil Sachs mit Wasserpflanzen experimentirte. Draper hatte Blätter von Landpflanzen benutzt, die sich in den Versuchsröhren unter Wasser in von dem normalen sehr abweichendem Zustande befanden.

Als Maß für die Assimilationsgröße benutzte Sachs natürlich auch die Sauerstoffabscheidung, allein statt der eudiometrischen Methode führte er eine andere Art der Messung ein, er benutzte nämlich die Geschwindigkeit der Gasabscheidung, welche sich aus der Anzahl der in der Zeiteinheit frei werdenden Gasblasen ergiebt. Diese Methode bietet für die vergleichende Beobachtung des Vorganges verschiedene Vortheile vor der eudiometrischen Methode. Zunächst kann man dieselbe Pflanze schnell hinter einander verschiedenen Lichtfarben aussetzen, während man bei der eudiometrischen Analyse stets mehrere Pflanzen anwenden muss. Da man nun nie zwei ganz gleiche Pflanzen findet, so ist hier schon eine Fehlerquelle vorhanden. Ferner ist bei der volumetrischen Analyse stets längere Zeit zum Aufsammeln der Gase nöthig. Während derselben ändert sich die Beleuchtung durch den veränderten Stand der Sonne, durch wechselnde Bewölkung u. s. w., eben so kann die Temperatur sich ändern. Für das Blasenzählen ist eine so kurze Zeit nöthig, dass die Bedingungen constant bleiben.

Die Beobachtungen ergaben nun das Resultat, dass der Gasblasenstrom im gelben Licht fast eben so stark ist, als im weißen, dass dagegen im gemischten blauen und violetten Licht die Geschwindigkeit des Gasblasenstromes auf ein Fünftel der Schnelligkeit im weißen Licht herabsinkt. Die Assimilationsenergie ist also im gemischten gelben Lichte fast eben so groß wie im weißen, die gelben und orangefarbigen Strahlen allein leisten also fast die gesammte Arbeit bei der Assimilation. Demnach wirken auch hier die sogenannten chemischen Strahlen nicht ihrer Bezeichnung gemäß als Erreger der Kohlensäurezersetzung. Mit Draper's Untersuchungen befanden sich die eben besprochenen in Übereinstimmung.

Die wichtigste Entdeckung in dem ganzen Cyclus der neueren Untersuchungen über die Assimilation bleibt unstreitig die, dass das endliche

Digitized by Google

Produkt der Kohlensäurezersetzung die Stärke sei, und demgemäß haben auch die Untersuchungen, welche auf diesen Punkt zielen, das meiste Interesse. Thatsächliche Beweise für die Stärkebildung im Chlorophyll unter dem Einfluss des Lichtes brachte eine Publikation in der Botanischen Zeitung 1862.[1] Sachs' frühere Untersuchungen etiolirter Pflanzen hatten ergeben, dass dieselben niemals Stärke in ihren Etiolinkörnern enthalten. Man hatte es also in der Hand, sich durch Cultur von Keimpflanzen im Finstern vollständig stärkefreie Pflanzen zu verschaffen, und konnte dann die Stärkebildung direct verfolgen. Lässt man die Pflanzen nicht nur im Dunkeln keimen, sondern längere Zeit ohne Licht wachsen, so verzehren dieselben sämmtliche Reservestoffe, die aus dem Samen stammen. In der ganzen Pflanze ist dann weder Stärke, noch ein anderes Kohlehydrat zu finden. Werden die Pflanzen jetzt dem Licht ausgesetzt, so beginnt zunächst die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes, die Pflanzen werden grün. Bei längerer Beleuchtung von ausreichender Intensität tritt in den Chlorophyllkörnern die erste Stärke auf. Für die Stärkebildung ist ein Licht von höherer Intensität nöthig, während für die Bildung des Farbstoffes ein schwaches Licht schon hinreicht. Die Abhängigkeit der Stärkebildung vom Licht wurde noch durch eine Anzahl anderer Versuche[2] bestätigt. Durch abwechselnde Dunkelheit und Beleuchtung konnte in einem und demselben Blatt wiederholt die Stärke aus den Chlorophyllkörnern zum Verschwinden gebracht und die Wiederbildung hervorgerufen werden. Sogar durch Verdunkelung einzelner Partien eines Blattes verschwand an jenen Stellen die Stärke.

Die Abhängigkeit der Stärkebildung vom Licht war durch diese Experimente vollkommen sicher gestellt. Zugleich lieferten dieselben aber den Beweis, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern das Assimilationsprodukt aus Kohlensäure und Wasser sei. Wenigstens bleibt keine andere Möglichkeit übrig, da die Stärke unter denselben Bedingungen entsteht, unter welchen Kohlensäure in grünen Organen zersetzt und deren Kohlenstoff assimilirt wird. Die Richtigkeit dieses Schlusses wurde erst in neuester Zeit durch Godlewski's Experimente bestätigt.

Die grundlegenden Untersuchungen über die Assimilation schließen damit ab. Das Handbuch der Experimentalphysiologie, welches im Jahre 1865 erschien, enthielt auch die Assimilationstheorie als abgeschlossenes Kapitel. Über die Bedeutung dieses Buches mich zu verbreiten, ist nicht meine Aufgabe und Absicht. Das Handbuch wird ein Denkmal bleiben, welches den Namen des Begründers der Pflanzenphysiologie als Wissenschaft späteren Zeiten überliefern wird.

---

1) Sachs, Über den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitung 1862, No. 44.

2) Sachs, Über die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung. Botan. Zeitung 1864, pag. 289 ff.

Digitized by Google

Ich könnte damit meinen Überblick über die Geschichte der Assimilation schließen, allein seit dem Jahre 1865 ist über ein Jahrzehnt verflossen und es würde wohl eine Verkennung der Wichtigkeit des Fortschrittes sein, wollte ich nicht, wenn auch nur kurz, das erwähnen, was in den letzten 15 Jahren geleistet wurde. Ein fundamentaler Fortschritt ist nicht zu verzeichnen, aber manche neue nnd wichtige Thatsache sicherte das bisher Errungene. Aber nicht nur als Ergänzungen sind die neuesten Arbeiten zu betrachten, sie sind zum Theil auch wiederum Vorarbeiten, die erst in Zukunft als Grundlagen eines neuen bedeutenden Fortschrittes in der Erkenntnis ihre Früchte tragen werden. Ferner soll aber auch gerade durch die Kenntnis der neuesten Arbeiten der Leser einen Anhalt gewinnen, wie die Chlorophyllfrage heute steht, wo anzugreifen ist, um das Räthsel, an dessen Lösung die Wissenschaft nunmehr hundert Jahre gearbeitet hat, gänzlich aufzuklären.

Die Fortschritte in der neuesten Zeit.

1865—1880.

Die Fragestellung ist nun eine immer speciellere geworden und, wie zu erwarten, findet bei den Untersuchungen neuester Zeit eine größere Arbeitstheilung statt. Außer den Physiologen wenden sich auch die Chemiker dem Chlorophyll, besonders der ernsteren Untersuchung des Farbstoffes, mit mehr oder weniger Erfolg zu. Wir werden aus diesem Grunde für die Betrachtung des Geleisteten zweckmäßig die beiden folgenden Richtungen auseinanderhalten: die physiologischen Untersuchungen über das Chlorophyll und die chemischen Arbeiten über den Chlorphyllfarbstoff.

Unter den physiologischen Arbeiten, welche zuerst besprochen werden sollen und welche an diejenigen von Sachs anknüpfen, ist die wichtigste Pfeffer's »Untersuchung über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in den Pflanzen«. [1]) Sachs hatte bei seinen eben geschilderten grundlegenden Untersuchungen nicht die Absicht, den Einfluss der einzelnen Spektralfarben auf die Assimilation zu studiren, sondern er wollte nur den Beweis der fundamental verschiedenen Wirkungsweise der stärker und schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums liefern. Um noch einmal daran zu erinnern, war das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchungen, dass die gemischten gelben und orangefarbigen Strahlen für die Assimilation fast so viel leisten, als das weiße Licht. Wie der weitere Weg der Forschung zu nehmen sei, war damit angezeigt. Indem Pfeffer die Wirkung der einzelnen farbigen Strahlen des Spektrums auf die Assimilation studirte, nahm er in gewissem Sinne die Arbeit Draper's wieder auf, allein die Untersuchung wurde doch in einer anderen Weise zu Ende geführt, als Draper sie begonnen. Die Bedeutung

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, I, 1871.

Digitized by Google

der Pfeffer'schen Arbeit liegt in seiner Methode. Die vollkommene Beherrschung der chemisch-analytischen und physikalischen Untersuchungsmethoden und die geschickte Benutzung einzelner zweckmäßiger Versuchsanordnungen, welche er aus den verschiedenen Publikationen seiner Vorgänger auswählte, lieferten eine Arbeit von möglicher Vollkommenheit, durch welche die Frage nach der Bedeutung der einzelnen Spektralfarben für unsere heutigen Ansprüche zum Abschluss gebracht wurde. Draper hatte bei seinen Untersuchungen zwar reine Spektralfarben verwendet, indem er seine Versuchspflanzen in die Abschnitte eines Sonnenspektrums selbst brachte; allein die Lichtschwäche eines Sonnenspektrums und die bei der Anwendung der analytischen Methode zur Messung der Assimilationsintensität unumgängliche längere Exposition der Pflanzen bedingt Unsicherheit und Fehlerquellen. Draper gewann aus seinen Untersuchungen die Überzeugung, dass das Maximum der Gasabscheidung im gelben und grünen Theil des Spektrums liege, es schließen sich die rothen und orangefarbigen Strahlen in Bezug auf ihre Wirksamkeit an. Das Maximum der Kohlensäurezersetzung fällt nach Draper's Angaben mit dem Maximum der Helligkeit des Spektrums zusammen. Schon die sichtbaren erwärmenden Strahlen haben eine äußerst geringe, dunkle Wärmestrahlen gar keine Wirkung. So weit war Draper gekommen.

Da Pfeffer auf eine möglichst genaue Messung der in den verschiedenfarbigen Strahlen zersetzten Quantitäten Kohlensäure Gewicht legte, um dieselben als Maß für die Wirkung der Strahlen zu benutzen, so wandte er sich mit Recht wegen der Lichtschwäche eines Sonnenspektrums wieder der Methode zu, durch doppelwandige, mit farbigen Flüssigkeiten gefüllte Glocken bestimmte Strahlengattungen zu erhalten.

Die Anwendung der Glocken sicherte die genügende Lichtintensität. War diese erste Bedingung erfüllt, so ergab sich jedoch bei der Anwendung der Glocken die zweite Schwierigkeit, die Herstellung reiner Spektralfarben. Verschiedene Versuche, Flüssigkeiten zu gewinnen, welche nur eine Spektralfarbe durchlassen, schlugen fehl. Aber eine Überlegung Pfeffer's gab ihm dennoch die Möglichkeit, den gewünschten Zweck mit vorhandenen Mitteln zu erreichen. Ließen sich keine Flüssigkeiten finden, die nur e i n e Farbe durchlassen, so fanden sich doch solche, welche nur e i n e Farbe absorbiren. Aus der Differenz der hinter einer mit Wasser gefüllten Glocke und hinter jenen eine Farbe absorbirenden Lösungen zersetzten Kohlensäure ergiebt sich die Wirkung jeder einzelnen Spektralfarbe. Die Versuchsbedingungen ließen nichts zu wünschen übrig und demgemäß waren die Resultate klare und sichere. Ich fasse sie in folgenden Sätzen kurz zusammen: Jeder Spektralfarbe kommt eine specifische Zersetzungskraft für Kohlensäure zu. Es ist dabei gleichgültig, ob die Strahlen für sich allein oder mit anderen vereint wirken, sie behalten ihre specifische Eigenschaft. Ein Vergleich der Zersetzungskraft der einzelnen farbigen

Digitized by Google

Strahlen mit der des weißen Lichts ergab, dass das gemischte Licht ebensoviel Kohlensäure zersetzt, als die einzelnen, farbigen Strahlen zusammen. Die wirksamsten Strahlen sind die gelben. Die construirte Zersetzungskurve ist der Fraunhofer'schen Helligkeitskurve ähnlich, aber nicht ganz identisch mit ihr, dagegen ergiebt sich aus der von Pfeffer construirten Kurve der Assimilation, dass das Maximum der Helligkeit des Spektrums mit dem Maximum der Assimilation fast zusammenfällt. Pfeffer befindet sich also in diesem Punkte in Übereinstimmung mit Draper. Nur die für unser Auge sichtbaren Strahlen des Spektrums vermögen die Zersetzung der Kohlensäure anzuregen, und zwar leisten die am hellsten erscheinenden, die gelben Strahlen, allein fast so viel, als alle übrigen Strahlen zusammengenommen. Die am stärksten brechbaren, auf Silbersalze so energisch wirkenden Strahlen haben für die Assimilation nur untergeordnete Bedeutung. Ein weiteres Resultat von Pfeffer's Versuchen war, dass dunkle Wärmestrahlen gar keine Wirkung auf die Assimilation haben. Dadurch waren einerseits Draper's Angaben über diese Frage bestätigt, andererseits die gegentheiligen Behauptungen als unrichtig erwiesen. Wie schon anfangs erwähnt, kam es in dieser Untersuchung darauf an, die möglichste eudiometrische Genauigkeit zu erreichen. Die einzelnen Spektralfarben waren nur auf mittelbarem Wege erlangt und es waren immerhin bezüglich dieses Punktes einige Einwendungen möglich. Pfeffer befriedigte desshalb in einer zweiten Arbeit [1]) auch die Ansprüche bezüglich der Reinheit der angewendeten Spektralfarben, indem er die Experimente unter Anwendung eines durch verstärktes Sonnenlicht möglichst lichthell hergestellten Spektrums wiederholte. Die Anwendung der eudiometrischen Methode als Maß der Strahlenwirkung wurde, da sie aus dem oben erwähnten Grunde bei Benutzung des Spektrums unzweckmäßig ist, diesmal nicht herbeigezogen, sondern, nach Sachs' Methode, aus der Anzahl der austretenden Gasblasen die Strahlenwirkung bestimmt. An den Resultaten seiner ersten Untersuchung änderte diese zweite Arbeit Pfeffer's nichts. Letztere lieferte vielmehr die Bestätigung und damit das Bewusstsein der vollkommenen Sicherheit der Resultate.

Kurz nach dem Erscheinen der Arbeit Pfeffer's hatte der Physiker Lommel, welcher mit der Absorption und Fluorescenz des Chlorophyllfarbstoffes beschäftigt war, sich die Frage vorgelegt, welche Strahlen die wirksamsten für die Assimilation seien. Er kam zu einem von allen Ergebnissen ganz verschiedenen Resultat. Lommel erklärte nämlich die rothen Strahlen des Spektrums zwischen *B* und *C* für diejenigen, welche die Assimilation bewirken.[2]) Das Resultat war nicht experimentell, sondern auf deductivem Wege erhalten worden, indem Lommel von dem Satz ausging: nur ein absorbirter Strahl ist chemisch wirksam. Nach dem Gesetz von der Erhaltung

1) Botan. Zeitung 1872.

2) Lommel, Poggendorff's Annalen 1871, Bd. 143, pag. 581 f.

Digitized by Google

der Kraft ist zu folgern, dass die Schwingungen des Lichtäthers bei der Leistung einer chemischen Arbeit sich in Bewegung der Atome und Moleküle umsetzen, mithin der Strahl erlischt. Lommel kehrte nun diesen Schluss mit einer Erweiterung um und forderte, dass der am stärksten absorbirte Strahl in der Zelle die größte chemische Arbeit leisten solle. Er sagt: »Die chemische Arbeit in der Pflanzenzelle wird vermittelt durch die lebendige Kraft, welche der Strahl bei der Absorption an die Zelle abgiebt. Die wirksamsten Strahlen werden wir daher unter denjenigen suchen müssen, welche am leichtesten und vollständigsten absorbirt werden«. Nach Lommel's weiterer Annahme ist es aber nicht die Absorptionsfähigkeit der Strahlen allein, welche auf ihre größte Wirksamkeit schließen lässt, sondern für diese Wirksamkeit ist auch die größere mechanische Intensität derselben Bedingung. Die mechanische Intensität der Strahlen des Spektrums oder ihre Wärmewirkung lässt sich nun experimentell ermitteln und sie kommt den rothen Strahlen zwischen *B* und *C* in hohem Maße zu. Durch Erfüllung dieser beiden von Lommel geforderten Bedingungen sind also nach seiner Ansicht jene rothen Strahlen diejenigen, welche die größte Wirkung auf die chemischen Vorgänge in der Zelle, also auch auf die Assimilation haben. Die blauen Strahlen wirken nicht; sie werden zwar auch absorbirt, besitzen aber geringe mechanische Intensität; bei den gelben Strahlen ist das Umgekehrte der Fall.

Lommel's Hypothese war schon bei ihrer Veröffentlichung durch die vorhandenen Thatsachen vollkommen widerlegt. Seine Ansicht war eine der verschiedenen Möglichkeiten, aber eine solche, welche nicht zutraf. Um so gewagter war es von Lommel, dass er seine theoretischen Betrachtungen ohne Weiteres mit der Wirklichkeit identificirte und dagegen die von Sachs und Pfeffer festgestellten Thatsachen als unrichtig bezeichnete. Er beging dabei den großen Fehler, Sachs und Pfeffer falscher Schlüsse zu zeihen, die beide aus ihren Versuchen gezogen, während es sich gar nicht um Schlüsse, sondern um die einfachste und unmittelbarste Erkenntnisform, die Wahrnehmung von Thatsachen handelte, die eben so wenig durch theoretische Combinationen sich ändern, als weiß in schwarz verkehrt wird. Wie es kommt, dass die gelben Strahlen, obgleich sie eine so energische chemische Action anregen, zwar wesentlich geschwächt, aber nicht vollständig vom Chlorophyll absorbirt werden, ist noch nicht ausreichend erklärt. [1]) Die blauen Strahlen werden von einer Chlorophyllösung ganz ausgelöscht, die chemische Leistung scheint jedoch nur gering zu sein, da eine Chlorophylllösung hinter blauem Glase bekanntlich lange unverändert bleibt.

Kaum wäre wohl Lommel's Ansicht einer energischen Discussion unter-

1) Pfeffer hat durch Rechnung nachzuweisen gesucht, dass die bei der Assimilation geleistete Arbeit zu gering sei, als dass eine merkliche Schwächung der gelben Strahlen des Spektrums sichtbar sein könnte. Botan. Zeitung 1872, pag. 429.

Digitized by Google

worfen worden, wenn dieselbe nicht von botanischer Seite unterstützt worden wäre. N. J. C. Müller brachte eine Untersuchung über die Wirkung der verschiedenen Spektralfarben auf die Assimilation, in welcher er durch Zahlen nachgewiesen zu haben glaubte, dass die rothen Strahlen zwischen *B* und *C* die für die Assimilation wirksamsten seien.[1]) Müller hat nun bei seinen Versuchen einerseits nicht die Sauerstoffausscheidung bei der Assimilation, sondern die Kohlensäureausathmung beobachtet, also den wahren Vorgang gar nicht vor Augen gehabt. Wie es ferner möglich war, in ganz kurzer Zeit gleich die Inhalte einer Batterie von 10 Absorptionsröhren mit der nöthigen Genauigkeit zu analysiren, muss Erstaunen und Misstrauen erwecken, wenn man weiß, wie viel Zeit Gasanalysen verlangen. Pfeffer hat in seiner zweiten Publikation Müller's Angaben vollständig widerlegt und dies braucht also hier nicht noch einmal zu geschehen. Dass die Arbeit Müller's noch immer in der Literatur, wunderbarer Weise sogar von Pfeffer selbst berücksichtigt wird, muss durchaus überflüssig erscheinen.

Nicht nur die Untersuchungen über die Wirkung des Lichts auf die Assimilation allein brachte die neueste Zeit zu einem vorläufigen Abschluss, auch die Verhältnisse der Kohlensäureaufnahme selbst wurden erneuter experimenteller Prüfung unterworfen und manche noch nicht ganz sichergestellte Thatsache endgiltig entschieden. Interessant ist, dass alle diese letzteren Arbeiten wieder an Saussure anknüpfen und seine Untersuchungen ergänzen.

So gab zunächst Boussingault[2]) Aufklärung über die Wirkung reiner Kohlensäure auf die Pflanzen. Er sicherte die Thatsache, dass reine Kohlensäure unter gewöhnlichem Druck die Sauerstoffabscheidung hemme, ohne sie jedoch ganz aufheben zu können. Die Ursache dieser Hemmung der Assimilation in einer Atmosphäre von reiner Kohlensäure ist nicht im Sauerstoffmangel zu suchen, sie liegt nach Boussingault's Experimenten in der zu großen Dichte der Kohlensäure. Wird der Druck vermindert, so hört die schädliche Wirkung auf, und die Pflanzen assimiliren auch in reiner Kohlensäure von geringerer Dichte. Die zu große Dichte kann auch durch Verdünnung mit anderen indifferenten Gasen, Stickstoff, Wasserstoff, Kohlenoxyd u. a., aufgehoben werden. Diese Versuche ändern die Angabe Saussure's, dass die Pflanzen in reiner Kohlensäure desshalb nicht assimilirten, weil der freie Sauerstoff fehle. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass, trotz aller Achtung vor der experimentellen Genauigkeit Bossingault's, Saussure's Angaben doch wohl richtig sein dürften, aus Gründen, deren Ausführung hier zu weit führen dürfte.

Noch einige andere Ergänzungen von Saussure's Untersuchungen lieferte Boussingault. Unter Anderem wies er nach, dass die Pflanzen bei der Assimilation keinen Stickstoff aushauchen, wie Saussure angegeben hatte.

1) Müller, Botan. Untersuchungen, Bd. I.

2) Agronomie 1868, T. IV.

Digitized by Google

Ferner stellte er die Constanz des Volumens bei der Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffaushauchung fest.

Sachs vor allem behielt in der Folge das lebhafteste Interesse für die Assimilation und suchte noch zweifelhafte Punkte durch genaue experimentelle Bearbeitung von unsicherer Deutung zu befreien. Zwei seiner Schüler, E. Godlewski [1]) und J. W. Moll [2]), übernahmen zunächst mehrere solcher experimenteller Lösungen.

Es handelte sich im ersten Falle um Feststellung des günstigsten Kohlensäuregehaltes der Luft für das Pflanzenleben. Die Schädlichkeit der Kohlensäure in großem Übermaß war von Saussure bewiesen. Es fehlte aber noch an dem Nachweis, ob das der natürlichen Atmosphäre beigemengte Kohlensäurequantum gerade das Optimum für die Pflanzen darstelle, oder ob sich ein solches durch weiteren Zusatz von Kohlensäure finden lasse. Godlewski konnte in der That ein Optimum nachweisen. Obgleich er nur wenige Pflanzen untersuchte, ergaben seine Daten doch das deutliche Resultat, dass dieses Optimum für verschiedene Pflanzen verschieden sei. Bei den Objekten Godlewski's ergab sich als zuträglichste Kohlensäuremenge ein Bruchtheil von 5—7 Procent. Ein Kohlensäuregehalt der Atmosphäre über das Optimum hinaus hemmt die Assimilation.

Von Wichtigkeit sind Godlewski's weitere Untersuchungen [3]), welche die Abhängigkeit der Stärkebildung in chlorophyllhaltigen Organen von der Kohlensäureaufnahme nachweisen. Es wurde experimentell nachgewiesen, dass in einer Atmosphäre, welche keine Kohlensäure enthält, auch keine Stärke gebildet wird. Durch diesen Nachweis wurde, merkwürdig spät erst, Sachs' Theorie, dass die Stärke das Produkt der Kohlensäurezersetzung sei, bestätigt. Im Anschluss an diesen Nachweis der Abhängigkeit der Stärkebildung von der Gegenwart der Kohlensäure bewies Godlewski, dass eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft auf circa 8 Procent bei intensivem Licht eine 4—5 mal schnellere Stärkebildung veranlasst.

Moll's Experimente bestätigten endgültig die noch immer bezweifelte Unmöglichkeit der Kohlensäureaufnahme durch die Wurzeln und widerlegten dadurch einen Irrthum, den man seit Senebier's Zeiten trotz vorhandener Beweise seiner Unrichtigkeit mit einer merkwürdigen Hartnäckigkeit cultivirt hatte. Die Experimente Moll's ergaben ferner das interessante Resultat, dass überhaupt ein Pflanzentheil nicht im Stande ist, einem anderen Kohlensäure, die ihm geboten wird, zuzuleiten, selbst nicht bei engster Verbindung beider Theile. Wenn eine Blatthälfte sich in kohlensäurehaltiger Luft befindet, während die andere Hälfte in kohlensäurefreier Atmosphäre

---

1) E. Godlewsky, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter vom Kohlensäuregehalte der Luft. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg 1873, pag. 343.

2) J. W. Moll, Die Herkunft des Kohlenstoffs in den Pflanzen. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg 1878, Heft I.

3) Flora 1873.

Digitized by Google

gehalten wird, so assimilirt nur die erstgenannte Blatthälfte, in der anderen wird keine Stärke gebildet — ein Beweis, dass eine Zuleitung der Kohlensäure aus der begünstigten Blatthälfte nicht stattfindet.

In diese Zeit fällt auch eine Arbeit von Wiesner über das Chlorophyll [1]), welche einen Überblick über die damaligen Kenntnisse und einige eigene Versuche enthält, jedoch unser Wissen über die Chlorophyllfunction nicht wesentlich gefördert hat.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich auch noch kurz eine kleine Publikation von Weber [2]), deren Resultate im Würzburger Laboratorium gewonnen wurden. Die zu lösende Frage war die, ob die Flächeneinheit des Blattes bei allen Pflanzen unter gleichen Bedingungen dieselbe assimilatorische Arbeit verrichte, d. h. gleiche Gewichtsmengen Trockensubstanz der Pflanze zuführe. Nach den Messungen und Wägungen Weber's ist verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene Assimilationsenergie zuzuschreiben.

Beschäftigen sich die ebengenannten Abhandlungen mit der Assimilation selbst, so brachte A. F. W. Schimper neue Beobachtungen über die Entstehung des Assimilationsproduktes, der Stärkekörner. Außer der genaueren Verfolgung des Wachsthums derselben, mit dem man sich seit Nägeli's bekannten Untersuchungen nicht mehr beschäftigt hatte, das hier aber übergangen werden muss, brachte die Arbeit Beobachtungen über die Stärkebildung in nicht assimilirenden Pflanzentheilen. Es fand sich, dass auch hier die Stärkebildung an gewisse Organe gebunden ist, die den Chlorophyllkörnern bis zum gewissen Grade ähnlich sind und den Namen »Stärkebildner« erhielten. Die Bildung der Stärkekörner in oder an diesen farblosen protoplasmatischen Körperchen, welche eine verschiedene Form besitzen, gleicht äußerlich der Entstehung der Stärke in den Chlorophyllkörnern, allein es ist der fundamentale Unterschied wohl im Auge zu behalten, dass die Stärkebildner ihre Stärke nicht durch Assimilation der Kohlensäure erzeugen, sondern dieselbe nur aus schon vorhandenen und aus anderen Zellen zugeführten assimilirten Stoffen umbilden. Die Stärkebildner können am Licht ergrünen und wandeln sich dadurch in chlorophyllähnliche Gebilde um, doch ist dies keine Regel. Sie sind desshalb aber noch nicht mit den Chlorophyllkörnern identisch, da nicht nachgewiesen ist, dass sie assimiliren. Bei der Umwandlung der Stärkebildner wachsen dieselben und verzehren dabei ihre Stärke, indem sich zugleich das Pigment abscheidet. Es erklären sich somit auch durch Schimper's Beobachtungen die sogenannten »falschen Chlorophyllkörner«, welche sich durch Umlagerung von grünem Protoplasma um Stärkekörner bilden sollten; diese falschen Chlorophyllkörner sind ergrünende Stärkebildner.

1) Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze, 1877.

2) Weber, Über specifische Assimilationsenergie. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg 1879, Bd. II, Heft 2.

Digitized by Google

Dies war die letzte Publikation in physiologischer Richtung; wir haben damit das Jahr 1880 erreicht. Ich wende mich nun den neueren Arbeiten über den Chlorophyllfarbstoff[1]) zu und habe zugleich bei dieser Gelegenheit einige ältere Beobachtungen nachzutragen, deren Erwähnung sich früher nicht passend einschieben ließ.

Die Löslichkeit des grünen Farbstoffes der Pflanzen in Alkohol war eine seit Senebier bekannte Thatsache und diese bequeme Methode, ihn zu erhalten, veranlasste, dass auch die späteren Untersuchungen des Farbstoffes ausschließlich mit solchen Lösungen ausgeführt wurden. Diese Versuche, einige Kenntnis über das Chlorophyllpigment zu erlangen, sind aber doch nur ein ziemlich rohes chemisches Probiren zu nennen, dessen Ziel war, den Chlorophyllfarbstoff in mehrere Farbstoffe zu zerlegen. Frémy[2]) glaubte dasselbe erreicht zu haben und berichtete über die Erlangung eines gelben und eines blaugrünen Farbstoffes aus dem Chlorophyll; beide getrennten Farben sollten in der lebenden Pflanze durch ihre Mischung die grüne erzeugen. Frémy trennte seine Farbstoffe durch Salzsäure. Er fügte zu einer alkoholischen Lösung des Chlorophyllfarbstoffes Salzsäure und darauf Äther. Das Gemenge trennte sich in zwei Schichten, eine säurehaltige blaugefärbte und eine ätherische gelbe. Frémy bezeichnete die beiden Farben als Phyllocyanin und Phylloxanthin, allein selbstverständlich hätte der Erfolg bei Anwendung dieser starken Säure als eine tiefer eingreifende Zersetzung gedeutet werden müssen, welche in dieser Ausführung durchaus keinen Schluss auf die nähere Zusammensetzung des grünen Farbstoffes erlaubte. Frémy's Angabe war die Veranlassung, dass mehrere Botaniker die immerhin mögliche Zerlegung des Pigments in verschiedene Farbstoffe versuchten.

Sachs veranlasste M. Micheli, Frémy's Versuch zu wiederholen. Micheli[3]) fand nun, dass, wenn man die nach Frémy's Methode gewonnene Lösung des gelben Farbstoffes mit neuer Salzsäure versetzte, die gelbe Lösung ebenfalls blau wurde, ein sicherer Beweis, dass durch die Salzsäure keine Trennung in einen gelben und blauen Farbstoff erfolge, vielmehr der blaue aus dem gelben entstanden sei. Dadurch war der direkte Beweis von Frémy's Irrthum geliefert.

---

1) Es ist dringend zu wünschen, dass in Bezug auf die Bezeichnung eine größere Übereinstimmung angestrebt wird. »Chlorophyll« ist das Assimilationsorgan, der durch den Farbstoff grün gefärbte Protoplasmakörper. Der Farbstoff selbst ist als »Chlorophyllfarbstoff«, oder da das Wort etwas hart klingt, als »Chlorophyllpigment« zu unterscheiden. Wenn Wiesner den Farbstoff selbst Chlorophyll nennt, so ist dies eine Willkürlichkeit, die ebenso unhistorisch als unzweckmäßig ist und schon die Folge gehabt hat, dass die Chemiker meistens ebenso ungenau bezeichnen, wodurch zu Misverständnissen Anlass gegeben ist.

2) Annales des sciences nat. 1860, XIII, pag. 451.

3) M. Micheli, Quelques observations sur la matière colorante de la chlorophylle. Archives des sciences d. l. biblioth. univers. 1867.

Digitized by Google

Auch G. Kraus [2]) beschäftigte sich mit Versuchen, den Chlorophyllfarbstoff zu zerlegen, und glaubte ebenfalls einen gelben und einen blaugrünen Farbstoff gewonnen zu haben, die er Xanthophyll und Cyanophyll nannte. Kraus hatte zwar diese Scheidung ohne Anwendung von Salzsäure erreicht, indem er die alkoholische Chlorophylllösung mit Benzol schüttelte, welches nur das Cyanophyll aufnehmen sollte. Trotzdem war diese Methode, wie man sieht, viel zu ungenügend, um den Schluss zu erlauben, dass das Xanthophyll und Cyanophyll die näheren Bestandtheile des Chlorophyllfarbstoffes seien. Einmal schloss die Methode eine vollständige Trennung der beiden hypothetischen Componenten ganz aus, außerdem arbeitete Kraus nicht vorsichtig genug, als dass eine Zersetzung bei seinen Manipulationen hätte ausbleiben können. Es wurde denn auch durch Controlversuche von M. Konrad [2]) bewiesen, dass die Bedingungen, unter denen Kraus gearbeitet, eine Zersetzung der alkoholischen Chlorophylllösung durch Wasser herbeiführen mussten.

Es war somit die Wahrscheinlichkeit, dass das Chlorophyllpigment aus mehreren Farbstoffen bestehe, sehr hinfällig geworden. Trotzdem wiederholte Wiesner die Versuche von Kraus, brachte aber nur eine unnöthige Complication der Nomenclatur. Müller wollte drei, Stokes und Sorby unzählige Farbstoffe als Generatoren des Chlorophyllfarbstoffes gefunden haben, doch können auch diese Angaben nur als Versuche ohne sicheres Resultat genannt werden.

Eine größere Hoffnung auf Erfolg versprachen die mit consequenter Methode ausgeführten chemischen Untersuchungen des Chlorophyllpigments. Die früheren Analysen von Mulder, Pfaunder, Morren und Morot sind nur als vorläufige Versuche zu erwähnen, da sie, einander widersprechend, die Wahrscheinlichkeit einer bestimmten Formel nicht zulassen. Auch Sachsse's chemische Arbeiten führten weder in dieser Beziehung zum Ziel, noch gaben sie sonst ein gesichertes Resultat.

Obgleich die Untersuchungen Hoppe-Seylers noch nicht beendet sind, sind sie doch die einzigen, welche durch die Methode Vertrauen einflößen und aussichtsvoller erscheinen. Hoppe-Seyler hat zunächst nicht die Absicht, direkt eine Analyse und eine Formel des Chorophyllpigments zu liefern, sondern sucht die näheren Bestandtheile des Chlorophyllpigments darzustellen und Rückschlüsse auf dessen Constitution zu machen. Wenn die Reindarstellung der Zersetzungsprodukte gelingt, so ist die Aussicht auf den gewünschten Erfolg nicht geringer geworden. Die Resultate Hoppe-Seyler's sind der kurzen Mittheilung werth, da wohl nicht allen Lesern die Originalarbeit zur Hand liegt. [3]) Das nähere Studium des von

1) G. Kraus, Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe, 1872.
2) Flora 1872.
3) F. Hoppe-Seyler, Über das Chlorophyll der Pflanzen. Zeitschr. f. physiol. Chemie,

Digitized by Google

Hoppe-Seyler gewonnenen Körpers wird hoffentlich das Ziel etwas näherrücken.

Die besten Aufschlüsse wären wohl zu erwarten, wenn es gelänge, das Chlorophyll in reinem, krystallisirtem Zustand zu erhalten. Nach den Angaben von Gautier[1]) ist ihm diese Darstellung gelungen. Ein ganz reines Präparat liegt aber hier nicht vor, da dasselbe nach Gautier's eigenen Angaben noch Magnesium, Calcium, phosphorsaure Alkalien und Sulfate enthält. Die über die Darstellung des krystallisirten Chlorophylls entstandenen Prioritätsstreitigkeiten, in die auch Trécul eintrat, müssen hinfällig erscheinen, da in der That wohl noch Niemand bis heute das reine Chlorophyllpigment besitzt.

Heute ist also der Stand unserer Kenntnisse über die Constitution des Chlorophyllpigments der der völligen Unwissenheit, wie auch die Lösung der wichtigeren Frage, auf die die eben genannten Untersuchungen doch hinzielen, »welche Bedeutung hat der Chlorophyll farbstoff für die Pflanze?« noch der Lösung harrt.

Die mancherlei Hypothesen, welche über diese wichtige Frage geäußert wurden, entbehren der Haltbarkeit durchaus. Einmal hielt man das Chlorophyllpigment für das erste Assimilationsprodukt. Diese Vermuthung von Sachsse[2]) war wohl die am wenigsten annehmbare und ist leicht zu widerlegen. Die geringe Menge des Pigments macht es wohl unmöglich, dass aus ihr so schnell die bedeutenden Mengen Stärke in der Pflanze entstehen. Aber auch experimentell lässt sich Sachsse's Annahme als unrichtig erweisen. Die Pflanzen bilden auch Chlorophyll, ohne zu assimiliren: sie

Bd. III, p. 339 u. Bd. IV. Der Rückstand der alkoholischen Lösung aus Grasblättern wurde nach dem Waschen mit Wasser aus Äther krystallisirt. Es scheiden sich körnige Krystalle und dunkelgrüne, ölige Tropfen aus. Die Krystalle werden nach abermaligem Umkrystallisiren rein gewonnen. Dieser Körper steht unzweifelhaft in naher Beziehung zum Chlorophyllpigment der lebenden Pflanze, ist aber nach Hoppe-Seyler nicht identisch mit diesem. Er nennt ihn Chlorophyllan. Die Form der Krystalle ist ähnlich der Palmitinsäure, sichelförmig gebogene, spitzwinklige Täfelchen, oft rosettenförmig oder radial nach allen Richtungen um einen Punkt gestellt, im auffallenden Lichte schwärzlich grün, sammetartig, mit etwas Metallglanz, im durchfallenden Lichte braun. Die Substanz besitzt die Consistenz von Bienenwachs, klebt an Glas oder Metall leicht fest und ist davon ohne Auflösung nicht zu entfernen. Schmelzpunkt circa 100—110°, erst bei höherer Temperatur zersetzlich. An der Luft verbrennlich zu einer schwer verbrennlichen Kohle, welche Ph_3O_4 und Mg enthält. Das Chlorophyllan ist schwer in kaltem, leichter in heißem Alkohol, leicht in Äther, Benzol, Chloroform, Petroläther löslich. Die Lösung zeigt die Absorption in Roth, zwischen *D* und *F* viel dunklere und breitere Absorptionsbänder als die frischen Auszüge. Die Lösung zeigt die bekannte rothe Fluorescenz, im durchfallenden Licht ist sie olivengrün und nicht von der schön grünen Farbe der frischen Chlorophyllauszüge.

1) Comptes rendus 1879.

2) Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe etc., 1877, pag. 56.

Digitized by Google

ergrünen in ganz kohlensäurefreier Atmosphäre, was unmöglich wäre, wenn der Chlorophyllfarbstoff ein Produkt der Assimilation wäre.[1])

Durch dasselbe Experiment wird auch GERLAND's[2]) Meinung, der das Pigment als Nebenprodukt der Assimilation ansieht, widerlegt. WIESNER hält den Chlorophyllfarbstoff für ein Reduktionsmittel für die aufgenommene Kohlensäure. Dies muss aber sehr unwahrscheinlich erscheinen. Wenn der Farbstoff so energisch Sauerstoff anzöge, so würde die Erklärung der reichlichen Sauerstoffabgabe bei der Assimilation auf Schwierigkeiten stoßen. Man müsste denn annehmen, dass der Farbstoff den aufgenommenen Sauerstoff sofort wieder abgäbe. Es liegt aber kein Grund zu dieser Annahme vor. So bleibt denn diese Frage, deren Lösung für den Abschluss der Assimilationstheorie nöthig ist, noch offen. Als zweite Frage reiht sich diejenige nach der Qualität des ersten Assimilationsproduktes an. Denn die Stärke ist nur das erste wahrnehmbare Produkt der Synthese aus Kohlensäure und Wasser, sie entsteht aber sicher nicht unmittelbar aus diesen Componenten. Hier ist experimentell noch gar nichts geschehen, sondern man bewegt sich ganz auf dem Boden der Vermuthungen, deren einzige und beste wir den beiden bedeutenden Chemikern KEKULÉ und BAEYER verdanken. Die Kohlensäure, so nehmen beide an, werde zu Kohlenoxyd reducirt, nehme zwei Atome Wasserstoff auf und bilde Formaldehyd; dieser letztere liefere durch Condensation Kohlehydrate. So befriedigend diese Hypothese an sich, so werthvoll sie als Anleitung für den experimentellen Weg ist, muss ich mich an dieser Stelle doch mit der bloßen Anführung derselben begnügen.

Damit beschließe ich die Vorführung der bedeutenden Leistungen,

---

1) Diesen Versuch hat SACHS mehrfach angestellt, aber nicht publicirt. Da sich bei der vorliegenden Arbeit die Wichtigkeit desselben aufdrängte, habe ich den Versuch wiederholt und die Unabhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Kohlensäure bestätigt gefunden.

Der Versuch verlief in folgender Weise. Etiolirte junge Mais- und Bohnenblätter wurden abgeschnitten und in ein Gläschen mit Wasser gestellt, welches sich in einer mittelst einer Glocke abgesperrten Atmosphäre befand, die durch concentrirte Kalilauge dauernd kohlensäurefrei erhalten wurde. Der Versuch wurde Abends eingeleitet und die Blätter während der Nacht dem absorbirenden Einfluss der Kalilauge ausgesetzt, um etwa in den Intercellularräumen vorhandene Spuren von Kohlensäure zu entfernen. Bei einer constanten Temperatur von ca. 30° wurden die Blätter dem Sonnenlicht während dreier Tage ausgesetzt. Das Resultat trat schon nach einigen Stunden ein, und schon am zweiten Tage waren bei einer täglichen Bestrahlungsdauer von ca. 6 Stunden die Blätter dunkelgrün gefärbt. Der Schluss aus diesem Versuch ist: Kohlensäure ist für die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes nicht nothwendig. Zur Controle der vollständigen Abwesenheit der Kohlensäure in der abgesperrten Atmosphäre wurden die grünen Blätter nach der bekannten Methode auf Stärke untersucht. Bei der Anwesenheit geringer Mengen Kohlensäure im Recipienten hätte unbedingt Stärkebildung erfolgen müssen. Die ergrünten Blätter waren vollständig stärkefrei.

2) POGGENDORF's Ann. Bd. 148.

Digitized by Google

welche die Erkenntnis der Assimilation errungen haben und der Arbeiten, welche diejenige, die uns noch fehlt, anstreben. Hoffentlich ist es mir gelungen, über die Gesammtheit unseres Besitzes dem Leser einen Überblick zu verschaffen, zugleich aber wird er im Stande sein, zu sehen, welche Lücken noch in dem Gesammtbilde vorhanden sind. Die beiden Fragen, welche noch zu lösen sind und deren Lösung wir bei tüchtiger Arbeit wohl erhoffen dürfen, sind:

1) Welche Wirkung übt der Chlorophyllfarbstoff bei der Kohlensäurezersetzung?

2) Was ist das erste Assimilationsprodukt?

Indem ich diese Fragen in den Vordergrund ziehe, muss ich die Aufmerksamkeit auf eine Arbeit allerneuester Zeit lenken, in welcher der Versuch gemacht wurde, dieselben mit einem Schlage zu lösen — auf Pringsheim's Abhandlung »Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze«.[1])

Es ist zu bedauern, dass ein auf einem anderen Felde verdienter Forscher mit seiner neuen Arbeit ein Gebiet betritt, auf welchem er sich nicht nur fremd fühlt, sondern für dessen Bearbeitung ihm offenbar die Fähigkeit und leider die nothwendigste Vorschule fehlt, so dass ein vollständiger Schiffbruch das Endresultat ist. Ich muss die genannte Arbeit als eine in ihrer Methode ebenso klägliche, als in ihren Resultaten verfehlte bezeichnen. Indem ich nicht anstehe, dies Urtheil aufrecht zu erhalten, bin ich gezwungen, die Abhandlung Pringsheim's einer ausführlichen Besprechung zu unterziehen.

Es ist offenbar, dass das Ziel der Untersuchung die Lösung der beiden oben erwähnten, für die Assimilationstheorie noch zu eruirenden Fragen nach der Bedeutung des Chlorophyllfarbstoffes und nach dem ersten Assimilationsprodukt ist. Ob dies Ziel als ein klar gewolltes dem Autor vorgeschwebt hat, möchte ich eher bezweifeln, als dafür eintreten. Der Zweifel ist wohl berechtigt wegen der Unklarheit der Fragestellung, die so viel zu wünschen übrig lässt, dass man von einer Fragestellung gar nicht mehr reden kann.

Pringsheim's erste Mittheilung über seine neuen Untersuchungen vom Juli 1879 beginnt: »Ich beabsichtige in dieser vorläufigen Mittheilung über Resultate zu berichten, welche ich mit einer neuen eigenthümlichen Untersuchungsmethode in concentrirtem Sonnenlicht gewonnen habe. Ich bediene mich dieser Methode seit einigen Jahren, um über die Be-

1) Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XII, Heft 3, 1881. — Außer auf diese Abhandlung, welche ich der Kürze halber als Hauptabhandlung citire, beziehe ich mich auch theilweise auf die bekannten vorläufigen Mittheilungen in den Monatsberichten der Berliner Akademie d. Wissenschaften 1879 und 1881, welche auch separat unter dem Titel »Untersuchungen über das Chlorophyll«, 3. bis 5. Abtheilung, erschienen sind.

Digitized by Google

ziehungen des Lichtes zur Gasaufnahme der Gewächse und über die Rolle, welche das Chlorophyll hierbei spielt, Erfahrungen zu sammeln. In dem Wirrwarr widersprechender Meinungen und Angaben, welcher über den Gegenstand in der Literatur verbreitet ist, hielt ich es — nach vielfach vergeblichen Bemühungen, auf den betretenen Wegen vorwärts zu kommen — für geboten, zur Anwendung von intensivem Licht zu schreiten.«

Was Pringsheim als »Wirrwarr« bezeichnet, hat der Leser in den vorhergehenden Blättern schon kennen gelernt, und es steht ihm also selbst die genügende Einsicht zu Gebote, um den bezeichnenden Ausdruck für Pringsheim's Äußerungen zu finden.

Warum nun diese neue Methode? Was soll damit erzielt werden? Welche nächste Frage und welche weiteren sollen gelöst werden? Es wird kein Aufschluss darüber für den Leser vorausgeschickt. Mit dem unbestimmten Gefühl, »was wird kommen?« schreitet man vor und hat am Schluss der Studien nur einen unbestimmten Umriss der Absichten des Autors. In der Hauptabhandlung ist dieser fundamentale Mangel einer klaren Fragestellung nicht verschwunden, und hier wird dem Leser noch eine zweite Schwierigkeit bereitet durch die unübersichtliche und unkünstlerische Gruppirung des Stoffes. Nur durch ein zeitraubendes Vor- und Rückwärtsgehen in der Lectüre lässt sich aus der Verworrenheit der Anordnung ein halbwegs geläutertes Verständnis des Inhalts der Abhandlung gewinnen.

Es ergiebt sich jedoch noch eine schlimmere Wirkung als eine unklare Antwort aus dem Mangel einer prägnanten Fragestellung. Dem Autor selbst fehlt am Schluss seiner Untersuchungen das Bewusstsein und das Urtheil darüber, was er erreicht hat. Er befindet sich schließlich in einem ganz gewaltigen Irrthum. Dieser Irrthum, dem sich Pringsheim ganz hingiebt, ist der Glaube, er habe eine neue Theorie der Assimilation geschaffen oder wenigstens die heutige in ihren Grundlagen erschüttert.

Unsere Assimilationstheorie und ihre Grundlagen habe ich in den vorhergehenden Blättern beleuchtet: Bildung der Stärke durch Assimilation des Kohlenstoffs der atmosphärischen Kohlensäure und gleichzeitige Assimilation des Wassers unter Abgabe von Sauerstoff durch das Chlorophyll im Sonnenlicht — so lautet in einem einzigen Satze unsere Theorie.

Wenn nun Pringsheim's Entdeckung des Hypochlorins eine Thatsache wäre, und wenn seine Theorie über die Function des Chlorophylls als Athmungsregulator einen Halt hätte, so wäre dadurch die Assimilationstheorie gar nicht im mindesten erschüttert. Es würde sogar ein Unding sein, wenn dem so wäre, denn ohne die Grundlage der Assimilationstheorie hätten Pringsheim's sogenannte Entdeckungen gar keinen Sinn. Das Hypochlorin soll ja doch das primäre Produkt der Assimilation aus Kohlensäure und Wasser sein! Wäre die zweite Hypothese Pringsheim's richtig, so wäre dem Chlorophyll zwar noch eine zweite Verrichtung zugewiesen, die Fähigkeit,

Digitized by Google

Kohlensäure zu zersetzen, wäre ihm damit nicht genommen. Angenommen, Pringsheim's Entdeckungen wären richtig, so hätte er dadurch die beiden noch übrigen Fragen gelöst, er hätte die Assimilationstheorie ergänzt, nicht gestürzt. Dass ich nicht etwa diesen Grundirrthum Pringsheim's vom Sturz der Assimilationstheorie ihm unterschiebe, will ich aus seinen eigenen Worten nachweisen. Er sagt: [1])

»Ist die hier angesprochene Function des Chlorophylls auf die Beschränkung der Athmung die einzige, die dasselbe im Gaswechsel der Pflanzen ausübt? Auf diese Frage werde ich in späteren Arbeiten zurückkommen. Unzweifelhaft ist, dass sie bis jetzt die einzige thatsächlich erwiesene ist. Denn die einzige Stütze, welche man seit der Entdeckung der Sauerstoffabgabe der Pflanzen bis jetzt für eine direkte Betheiligung des Chlorophylls an dem Vorgange der Kohlensäurezersetzung immer und immer wieder geltend gemacht hat, die Thatsache nämlich, dass nur grüne Theile Sauerstoff entwickeln, findet in der Herabsetzung der Athmungsgröße durch das Chlorophyll ihre ausreichende Erklärung.«

»Auf Grund von direkten Beobachtungen an Pflanzengeweben im intensiven Licht, welche den Einfluss des Lichtes auf die Größe der Athmung der Gewebe nachweisen, habe ich in früheren Mittheilungen an die Akademie eine Theorie der Chlorophyllfunction aufgestellt, nach welcher der Chlorophyllfarbstoff der Regulator des Sauerstoffbedarfs der assimilirenden Organe im Lichte ist. Die gegenwärtige Lehre von der Bedeutung der grünen Farbe der Vegetation für das organische Leben auf unserer Erde sieht dagegen bekanntlich in dem Chlorophyllfarbstoff den direkten Träger der Kohlensäurezersetzung der Atmosphäre und stützt sich bei dieser Ansicht auf die übereinstimmenden Erfahrungen über den Gaswechsel grüner Gewebe im Lichte. Auch nach meiner Vorstellung hat allerdings die grüne Farbe zweifellos eine maßgebende Bedeutung für die Organisation und Ansammlung des Kohlenstoffs im Gewächsreiche, allein ihr Nutzen liegt in einer physikalischen Beziehung des Farbstoffes zur Sauerstoffwirkung der Atmosphäre auf die Pflanze, während er nach der bisherigen Vorstellung in einer chemischen Beziehung zur Kohlensäureaufnahme gesucht wird.«

»Die direkte Beobachtung der Lichtwirkung in der Zelle, die jetzt durch die von mir eingeführte Methode ermöglicht ist, führte mich somit zu Schlüssen, die erheblich von den Folgerungen abweichen, die man bisher geglaubt hat aus den Versuchen über den Gaswechsel der Gewebe ableiten zu müssen. Hier scheint ein bedenklicher Widerspruch vorhanden, der der Aufklärung von meiner Seite bedarf, denn die Versuche über den

1) Untersuchungen über das Chlorophyll. Monatsber. d. Berl. Akad., Juli 1879. Separatabdruck pag. 16.

Digitized by Google

Gaswechsel sollen in keiner Weise in ihren Ergebnissen beanstandet werden. Allein der angedeutete Widerspruch liegt auch nicht in den thatsächlichen Resultaten jener Versuche, sondern in ihrer bisherigen Auslegung. Die gasometrischen Versuche selbst stehen vielmehr, wenn man die neueren Erfahrungen über Athmung der Gewebe und über Lichtwirkung zu ihrer Beurtheilung heranzieht, in Übereinstimmung mit meinen direkten Beobachtungen — keineswegs im Widerspruch mit ihnen —; sie berechtigen dagegen nicht zu den Schlüssen, die man, so lange jene Versuche allein maßgebend waren, aus ihnen gezogen hat. Und dies trifft gerade die wesentlichsten Punkte, die hier in Betracht kommen: die Beziehung der Farbe zur Zersetzung der Kohlensäure, ferner das Abhängigkeitsverhältnis der Assimilation von Intensität und Farbe der Beleuchtung, und endlich den physiologischen Werth, welchen man den anatomischen Einschlüssen der Chlorophyllkörper beigelegt hat.« [1])

Diese Zeilen enthalten den Versuch, die bisherige Assimilationstheorie umzustoßen. Pringsheim kann zwar die Thatsachen nicht wegschaffen, aber er erklärt ihre Deutung einfach für falsch. Auf Grund welcher eigenen Daten, das wollen wir später sehen. Hier sollte nur gezeigt werden, was Pringsheim sich einbildet erreicht zu haben.

Ehe ich zu einer geordneten Kritik der von Pringsheim publicirten Thatsachen übergehe, muss ich noch zwei Punkte erwähnen, welche seine Abhandlung im Allgemeinen betreffen. An verschiedenen Orten derselben werden einerseits ganz allgemein bekannte und acceptirte Thatsachen als gänzlich neue aufgetischt, andererseits Ansichten, die niemals in den Bestand der Wissenschaft aufgenommen wurden, den Forschern untergeschoben und dann von Pringsheim widerlegt.

Ein Beispiel für die erste Behauptung: Die Methode der Trennung des grünen Farbstoffes von der protoplasmatischen Grundlage durch Alkohol erklärt Pringsheim für unbrauchbar und äußert darüber Folgendes: »Man ging stillschweigend von der Voraussetzung aus, dass das Lösungsmittel den Farbstoff aufnimmt, die anderweitigen Bestandtheile des Chlorophyllkorns aber unberührt in der Grundsubstanz zurücklässt. Dies ist jedoch keineswegs der Fall.« [2])

Woher hat Pringsheim diesen Glauben an die kindliche Unwissenheit der Chemiker und Physiologen? Kein Botaniker, kein Chemiker zweifelt daran, dass beim Behandeln von Chlorophyll mit Alkohol lösliche Substanzen mitgelöst werden. Jeder Botaniker, jeder Chemiker, der sich mit dem Chlorophyllfarbstoff beschäftigte, hat immer noch ausdrücklich erwähnt, dass dies geschehe. Trotzdem schreibt Pringsheim obigen Satz.

1) Pringsheim, Unters. üb. d. Chlorophyll. Monatsber. d. Berl. Akad 1881. Sep.-Abdr. pag. 3 u. 4.

2) Pringsheim, Hauptabhandl. pag. 289.

Digitized by Google

Hier eine Illustration für das umgekehrte Verfahren durch Pringsheim's eigene Worte: »Aus der allgemeinen Anschauung, dass der Chlorophyllfarbstoff im Assimilationsvorgange eine direkte Rolle spielt, hat sich in neuerer Zeit die objektive Vorstellung herausgebildet, dass derselbe mit seiner Substanz in den Process der Kohlensäurezersetzung hineingezogen, im physiologischen Vorgange der Assimilation fortwährend zersetzt und dann wieder neu gebildet wird.« — »Die kohlenstoffreichen Bildungsprodukte des Pflanzenkörpers sollen auf diesem Wege im Assimilationsvorgange aus dem Chlorophyllfarbstoff, als ihrer Muttersubstanz, hervorgehen. Allein diese Vorstellung, so ansprechend sie auf den ersten Blick erscheinen mag, bewegt sich doch auf rein hypothetischem Boden, und steht mit den Resultaten meiner direkten Versuche keineswegs in Übereinstimmung.«[1])

Es hat nun niemals ein Pflanzenphysiologe weder geäußert noch geglaubt, dass der Chlorophyllfarbstoff selbst das Assimilationsprodukt sei. Diese schon bei ihrer Aufstellung unhaltbare Hypothese wurde von dem Chemiker Sachsse zwar aufgestellt, derselbe hat sie jedoch schon im Jahre 1880 selbst auf Grund eigener Versuche als »nicht wahrscheinlich« bezeichnet.[2])

Weitere Belege für die, mag's sein, unbewusste Verdunkelung des Thatbestandes zu bringen, ist unnöthig. Der Leser findet selbst mehrere. Man halte diese Anführungen nicht für ein Gefallen an kleinlicher kritischer Nergelei. Die gerügten Misstände haben dieselbe ernste Ursache, welche die Unbrauchbarkeit von Pringsheim's ganzer Arbeit bedingt und auf welche ich jetzt komme.

Es ist die Nichtberücksichtigung, ich möchte sagen die Verachtung der Geschichte der Wissenschaft, die Verachtung ihres in dieser Entwicklung errungenen heutigen Bestandes. Wenn Jemand es unternimmt, eine durch Thatsachen befestigte Theorie umzustoßen oder im Wesentlichen umzuändern, so hat er sich mit jenen bisher bestandenen Anschauungen auseinanderzusetzen. Das ist nicht nur eine Forderung der Wissenschaft, deren Erfüllung neue Erkenntnis einbringt, das ist die Pflicht des wissenschaftlichen Forschers gegen den andern. Wer diese Pflicht nicht erfüllt, bekundet die offene Geringschätzung menschlicher Arbeit und ihrer Errungenschaften.

Um so wunderbarer muss dies Verfahren erscheinen, als Pringsheim bei seinen Untersuchungen über Algen etc. es nicht unterlassen hat, aufs vollständigste ausreichende Literaturanführungen zu machen, um seinen eigenen Untersuchungen das nöthige Relief zu geben. Bei einer so weltbewegenden Entdeckung, wie die Assimilation, erscheint ihm dagegen eine Berücksichtigung der früheren Forschungen ganz unnöthig.

Pringsheim's Arbeit enthält keine Spur von historischer Kritik. Nicht

1) Pringsheim, Hauptabhandl. pag. 379.

2) Sachsse, Phytochemische Untersuchungen, 1880, pag. 46.

Digitized by Google

einmal die Literatur ist angeführt. Letzteres ist nur bei der Behandlung von Nebenfragen geschehen. In einem der vorläufigen Hefte[1]) ist zwar ein Anlauf zu einer Kritik genommen, wenigstens auf dem Titel, der Inhalt ist nicht wissenschaftliche Kritik zu nennen.

Die Nichtachtung des Bestandes unserer heutigen Kenntnisse über die Assimilation wäre selbst dann, wenn Pringsheim's Thatsachen und Hypothesen richtig und Alles, was wir heute annehmen, als falsch erwiesen wäre, eine Pietätlosigkeit gegen hundertjährige Forschung, die der Wissenschaft und ihrer Vertreter kaum würdig wäre.

Man muss sich wundern, dass überhaupt ein wissenschaftlich gebildeter Mann glauben kann, ohne Anknüpfung an das bisher Geleistete etwas Neues schaffen zu können. Eine absolute Veränderung ist undenkbar und weder in der materiellen noch geistigen Welt möglich. Sollte man es glauben, dass Jemand heute, im Zeitalter der Descendenzlehre, sie zu erlangen sucht?

Es ist ferner zu bedenken, dass, wenn Pringsheim die Assimilationstheorie für unrichtig erklärt, auch ihre Grundlagen falsch sein müssen, und wenn Pringsheim trotzdem sagt, er wolle die Experimente über den Gaswechsel nicht beanstanden, so ist das eine Inconsequenz, ein Mangel an Muth.

Es dürfte aber wohl auch eine ganz besondere geistige Beweglichkeit dazu gehören, nach einer über ein Menschenalter umfassenden ausschließlichen Beschäftigung mit morphologischen Untersuchungen sich in den vollständigen Besitz der Vorbedingungen zu setzen, welche für die Lösung fundamentaler physiologischer Fragen nöthig sind. Wenn Pringsheim sich durch seine Algenuntersuchungen einen geachteten Namen in der Wissenschaft errungen, so ist es um so mehr zu tadeln, dass er nun diesen Namen benutzt, um ein ganzes Gebiet physiologischer Forschung zu verdächtigen und den Begründern derselben entgegenzutreten.

Wenden wir uns jetzt der Kritik der Thatsachen zu, auf welche Pringsheim seine Hypothesen stützt. Diese Thatsachen sind: 1) Die Abscheidung des »Hypochlorins«. 2) Die Veränderungen an chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen im intensiven Licht.

Das »Hypochlorin«.

Ich muss die Geduld des Lesers in Anspruch nehmen. Wären diese Zeilen für Chemiker bestimmt, so genügte ein summarischer Hinweis auf die Methode, um die Hypochlorinhypothese ad absurdum zu führen. Zwar gehören zur Be- und Verurtheilung derselben nicht gerade umfassende chemische Vorkenntnisse, allein mehrere Beurtheilungen von Pringsheim's Arbeit in Fach- und anderen Zeitschriften beweisen, dass die Unhaltbarkeit

1) Untersuchungen über das Chorophyll, V. Abtheilung.

Digitized by Google

der Hypochlorinentdeckung nicht unmittelbar aus der Lectüre einleuchtet. Ich mache den Referenten keinen Vorwurf, ich verdenke es Niemandem, der die Mühe gescheut hat, Zeit und Kraft auf ein tieferes kritisches Eindringen in die unerquickliche Arbeit zu verschwenden, und sich mit einer Inhaltsangabe begnügte.

Das aber verdient wohl die ernste Rüge, dass ein ganz urtheilsunfähiger Journalist einem größeren Leserkreis eine solche Neuigkeit zuführt[1], bevor man sich über dieselbe in wissenschaftlichen Kreisen klar geworden ist, und sein Objekt bengalisch beleuchtet mit der Phrase, »das hier besprochene Werk wird einen unvergänglichen Markstein in der Geschichte der Pflanzenphysiologie bilden.« Das Vertrauen auf die Wissenschaft und ihre Methoden kann bei dem im Ganzen skeptischen Publikum nicht durch Mittheilungen solcher, heute ausposaunter, morgen dementirter Novitäten gewonnen und befestigt werden.

Pringsheim hat das von ihm entdeckte primäre Assimilationsprodukt »Hypochlorin« genannt.

In der Chemie pflegt man eine Substanz lediglich durch ihre Eigenschaften zu charakterisiren. Wenn ein Chemiker daher einen neuen Körper entdeckt, so ist seine Hauptaufgabe das Studium seiner Eigenschaften und erst, nachdem er dies soweit vollendet hat, dass er den Körper unzweifelhaft von schon bekannten anderen unterscheiden kann, giebt er ihm einen Namen.

Pringsheim hielt es nicht für nöthig, dies Princip der Chemie bei seinen chemischen Untersuchungen zu berücksichtigen. Er hat dem Leser die Arbeit überlassen, aus seinen ungeordneten Mittheilungen herauszufinden, was das »Hypochlorin« eigentlich sei. Es wird keinem Leser gelungen sein, über diesen Hauptpunkt ins Reine zu kommen. Das »Hypochlorin« ist ein wahrer chemischer Proteus, der heute so, morgen so einhergeht, dem man vergeblich nachläuft, ohne ihn zu fassen, ein cellularer Überall und Nirgends. Ein Mal ist das »Hypochlorin« dunkel röthlichbraun oder rostfarben und zeigt sich als weiche fettartige schmierige Masse von unregelmäßiger Form.[2] Ein anderes Mal ist es nadel-, stäbchen- oder fadenförmig, doch ebenfalls von dunkler Farbe[3], endlich sind die krystallinischen Spitzen und kürzeren Stäbchen zuweilen farblos.[4] Das »Hypochlorin« entsteht durch Einwirkung von Salzsäure beliebiger Concentration auf Chlorophyll, aber auch durch Reaction von Pikrinsalpetersäure, Schwefelsäure, Essigsäure auf Chlorophyll kann es erhalten werden. Endlich kann sich dasselbe aus grünen Geweben durch Glycerin und durch Chlorcalcium abscheiden.[5] Trotz des verschiedenen Aussehens, trotz der ver-

1) Augsburger Allgemeine Zeitung, 1881, No. 257, Beilage.

2) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 297. 3) l. c. pag. 300.

4) l. c. pag. 300.

5) Untersuchungen üb. d. Chlorophyll. IV. Abth. pag. 7. Hauptabhandl. pag. 313.

Digitized by Google

schiedenen Reagentien, welche Pringsheim auf das Chlorophyll einwirken lässt, soll in jedem Falle »Hypochlorin« vorliegen.

Nehmen wir, um einen Halt zu gewinnen, an, nur das durch Salzsäure erzeugte Produkt sei »Hypochlorin«, so glaubt der Leser vielleicht, diesen Körper zu kennen. Er täuscht sich arg. Denn wenn er glaubt, das »Hypochlorin« zu fassen, so entschwindet ihm dasselbe unter den Händen und taucht weit entfernt unter veränderter Maske wieder auf. Nicht jene durch Salzsäure und andere Reagentien erzeugte »schmierige Masse« oder jene braunen Fäden sind das »Hypochlorin«. Das »Hypochlorin« ist die in den Chlorophyllkörnern präexistirende Grundlage jener braunen Masse.[1] Pringsheim schreibt: »Nur diejenige Substanz dieses Gemenges nun, welche aus demselben in Form von Nadeln, Fäden u. s. w. herauskrystallisirt, oder vielmehr ihre präexistirende Grundlage in den Chlorophyllkörnern bezeichne ich als »Hypochlorin«, wobei ich vorläufig davon absehe, ob jene präexistirende Grundlage bei ihrer Abscheidung durch die Salzsäure noch eine Veränderung erleidet oder nicht.«

Wir haben also schon folgende verschiedene Gestalten, unter denen das »Hypochlorin« uns narrt. »Hypochlorin« ist:

1) Die durch Salzsäure unverändert[2] aus den Chlorophyllkörnern abgeschiedene Substanz.

2) Die präexistirende Grundlage dieser Substanz.

3) Die eventuell durch Salzsäure noch veränderte Grundlage der Substanz.

Ein recht neckischer Körper, dies »Hypochlorin«. Was Pringsheim unter der »Grundlage« eines Körpers versteht, ist nicht recht erfindlich. Ist das »Hypochlorin« eine einfache Verbindung, so müsste man etwa seine Atome darunter verstehen, ist es eine zusammengesetzte Verbindung, so würde man jenen Ausdruck auf die näheren Bestandtheile beziehen müssen. So lange man nun noch gar nicht weiß, ob das »Hypochlorin« eine einfache oder eine complicirtere Verbindung ist, lässt sich bei dem Worte Grundlage derselben doch gar nichts denken. Man darf ja vorläufig einen chemisch noch nicht definirbaren Körper mit einem allgemeineren Ausdruck bezeichnen, etwa als Öl, als Eiweißkörper u. s. w., aber »Grundlage«, das ist doch ein seltsamer chemischer Begriff. Man würde wohl einem Chemiker ins Gesicht lachen, wenn er uns lehren wollte, die Zusammensetzung der Eiweißkörper sei noch unbekannt, sie beständen aber aus »Grundlagen«.

Dass Pringsheim etwa mit dem Wort »Grundlage« nähere Bestandtheile meine, scheint andererseits auch wieder ausgeschlossen, denn das »Hypochlorin« soll ja im Chlorophyll fertig vorliegen, es ist ja das »erste Assimi-

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 300.

2) »Es scheint fast, dass dies (die Abscheidung) auf rein mechanischem Wege durch Verdrängung und gestörte Adhäsion geschieht.« Pringsheim, Untersuch. über das Chlorophyll, IV. Abth., pag. 7.

Digitized by Google

lationsprodukt«, dessen »Grundlagen« dann Kohlensäure und Wasser wären. Genug, es ist eine Confusion ärgster Art, und ich bin nicht im Stande, dem Leser zu sagen, was »Hypochlorin« sei und wo es steckt. Nach Pringsheim's eigenen Worten ist: das »Hypochlorin« die präexistirende Grundlage des »Hypochlorins«.

Diese Erörterungen sind nicht zu umgehen, ich will es nicht unterlassen, den Leser noch einmal zu bitten, sich in Geduld zu stärken.

Wir kommen so nicht weiter, versuchen wir also eine andere Art, das »Hypochlorin« einzufangen.

Ist das »Hypochlorin« etwa jenes grüne Öl, welches Pringsheim aus den Chlorophyllkörnern durch Erhitzen im Wasserdampf abscheidet? Nein, — denn er sagt [1]): »Auch die von diesen festen Rückständen durch das warme Wasser oder die heißen Dämpfe getrennten und aus den Chlorophyllkörpern hervortretenden Öltropfen, die sich stets leicht und vollständig in Alkohol oder Äther auflösen, sind durch mitgerissenen Chlorophyllfarbstoff tingirt, bald heller, bald dunkler; die meisten in verschiedenen Tönen von Grün und Blau; allein die dunkleren erscheinen auch röthlichbraun und machen dann, abgesehen von der geringeren Größe, den gleichen Eindruck, wie die ersten durch Salzsäure abgeschiedenen Tropfen des Hypochloringemenges. Dennoch glaube ich nicht, dass sie mit diesem völlig identisch sind«.

Ist das »Hypochlorin« der veränderte Chlorophyllfarbstoff? Nein. — Pringsheim sagt [2]): »Das Hypochlorin besteht offenbar schon in den Chlorophyllkörpern in ihrem natürlichen Zustande neben dem grünen Farbstoffe, denn [3]) die Ausscheidungen treten ja sichtlich aus der Substanz des Chlorophyllkorns hervor. Nun könnten aber vielleicht Zweifel entstehen, ob dasselbe in der That, wie ich es hier auffasse, als ein besonderer selbständiger und von Farbstoff differenter Körper in den Chlorophyllkörpern existirt, oder nicht vielmehr bloß ein durch die Salzsäure erzeugtes Derivat des grünen Farbstoffes ist. Doch zerstreuen sich die Zweifel, ganz abgesehen von der oben berichteten Thatsache, dass die älteren Hypochlorinbildungen später erbleichen (!), sogleich, wenn man die mit Salzsäure behandelten Gewebe in Bezug auf das Vorkommen des Hypochlorins an den einzelnen Chlorophyllkörpern genauer untersucht.«

Ist das »Hypochlorin« jene unbestimmte braune Masse, welche durch Salzsäure ausgeschieden wird? Nein. Wie schon oben bemerkt, ist das

---

1) Untersuch. üb. d. Chlorophyll, IV. Abth. pag. 8.

2) Pringsheim, Hauptabhandlung, pag. 300.

3) Dieses »denn« ist für Pringsheim's Begründung von Behauptungen im Allgemeinen charakteristisch. Aus demselben Grunde könnte man behaupten, der Chlorophyllfarbstoff besteht aus einem gelben und einem blauen Farbstoff, denn unter den Augen des Beobachters lassen sich beide aus einer Chlorophyllösung darstellen. Und dennoch ist Pringsheim bekanntlich Gegner dieser unrichtigen Ansicht.

Digitized by Google

»Hypochlorin« nicht jene Masse, sondern deren Grundlage. Dennoch müssen wir annehmen, dass das »Hypochlorin« in dieser Masse steckt. Pringsheim sagt[1]: »Ich halte dafür, dass diese (durch Wasserdämpfe ausgeschiedenen) Öltropfen ein zweites, im Chlorophyllkörper vorhandenes, nicht flüchtiges und nicht krystallisirbares Öl darstellen, welches neben dem flüchtigen und krystallisationsfähigen Hypochlorin in demselben vorhanden ist und gemeinschaftlich mit diesem jene unregelmäßigen Massen bildet, welche nach Einwirkung von Salzsäure an den Chlorophyllkörnern hervortreten.« Das »Hypochlorin« steckt also unzweifelhaft hier, aber da Pringsheim das Salzsäureprodukt auch »Hypochlorin« nennt, so ist das Hypochlorin im Hypochlorin enthalten.

Der Leser hat als Lohn für seine Geduld die Überzeugung gewonnen, dass das »Hypochlorin« nicht zu erlangen ist. Verlangen wir nicht das Unmögliche und lassen diese »schmierige Masse«. Um so mehr, da der Autor der »in der Geschichte der Pflanzenphysiologie einen unvergänglichen Markstein bildenden« Entdeckung selbst nicht im Stande ist, uns zu sagen, was »Hypochlorin« sei. Es ist Alles und es ist Nichts, überall und nirgends.

Mit diesem Beweise, dass es kein »Hypochlorin« giebt, fällt auch die Hypothese, dass es das erste Assimilationsprodukt sei. Ich möchte dennoch zu dieser Hypothese einige Anmerkungen machen, weil auch in Pringsheim's Text über dieselbe außer dem chemischen Dunkel noch einige falsche Angaben aufzuklären und zu corrigiren sind. Da ich zur Verständigung mit meinen Lesern ein Wort nöthig habe, werde ich mir erlauben, von jenen verschiedenen Pringsheim'schen Substanzen nur das durch Salzsäure abgeschiedene »Hypochlorin« zu nennen. Nachdem Pringsheim das »wirkliche primäre Assimilationsprodukt« auf den Schild erhoben hat, hält er folgende Rede[2]:

»Die Stärke erscheint nicht mehr als das verbreitetste, bevorzugte oder gar einzige kohlenstoffreiche Bildungsprodukt des Chlorophyllapparates, und dieser Umstand erhöht die Bedenken, welche an sich der Ansicht entgegenstehen, dass die in fester Form niedergeschlagenen Stärkeeinschlüsse das primäre Erzeugnis der Assimilation bilden.«

Sachs hat die Stärke als Assimilationsprodukt erkannt, aber nie behauptet, dass die Stärke das primäre Assimilationsprodukt sei.

Die Ursache solcher Äusserungen Pringsheim's ist, wie überall, so auch hier dieselbe, die Ignorirung des Bestandes der Wissenschaft. Ich werde einige Sätze aus dem Handbuch der Experimentalphysiologie von Sachs aufnehmen, um einmal den Vorwurf gegen Pringsheim zu begründen, andererseits Sachs' Ansicht über das Produkt der Assimilation, wie er sie

---

1) Untersuchungen üb. d. Chlorophyll, IV. Abth., pag. 9.

2) Untersuchungen üb. d. Chlorophyll. IV. Abtheil. pag. 16, vgl. Hauptabhandlung pag. 394.

Digitized by Google

schon 1865 äußerte und wie sie auch heute noch die seinige ist, wieder in Erinnerung zu bringen. Es macht sich in der Literatur der neuesten Zeit bemerkbar, dass diese Erinnerung nicht ganz klar mehr ist. Ich citire Sachs' Worte auf Seite 327 des Handbuches:

»Wenn ich nach dem Allen die Stärke im Chlorophyll als eines der ersten Assimilationsprodukte betrachte, so soll damit nicht gesagt sein, dass innerhalb der Chlorophyllsubstanz Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff sofort zu Stärkemolekülen sich vereinigen, es braucht nicht einmal sogleich irgend ein Kohlehydrat zu entstehen, es ist möglich und wahrscheinlich, dass der von Sauerstoffabscheidung begleitete Process ein sehr verwickelter ist, aus welchem erst durch zahlreiche chemische Metamorphosen die Bildung der Stärke resultirt.«

Diese Worte lassen keinen Zweifel, wie Sachs sich den chemischen Vorgang bei der Assimilation denkt. Dass nicht unmittelbar aus Kohlensäure und Wasser Stärke entsteht, muss heute jeder halbwegs physiologisch Gebildete sich sagen, auch wenn ihm Sachs' Worte nicht bekannt wären. Um so unverantwortlicher scheint es mir, einem Forscher eine Ansicht unterzuschieben, die selbst ein Schüler heute abweist. Sachs bezweifelt sogar, dass sofort ein Kohlehydrat entstehe, und dieser Zweifel ist früher ausgesprochen, als Baeyer denselben äußerte und zugleich die Bildung von Formaldehyd glaubwürdig machte. Was nun das primäre Assimilationsprodukt ist, wissen wir zwar heute noch nicht. Ich halte es aber für wahrscheinlicher, dass dasselbe eine uns schon bekannte chemische Verbindung sein wird, jedenfalls nicht »Hypochlorin«.

Aber ich hätte bald das »Hypochlorin« verleumdet. Es ist ja gar nicht das erste Assimilationsprodukt, sondern die »Grundlage« des Hypochlorins ist es. Wir erhalten nach Pringsheim also folgenden assimilatorischen Stammbaum: Die Kohlensäure zeugte die »Grundlage«, die »Grundlage« zeugte das »Hypochlorin«, das »Hypochlorin« zeugte die »Glucose« (?), die »Glucose« aber zeugte die »Stärke«.

Wir halten die Stärke für das erste sichtbare Assimilationsprodukt nicht nur wegen des Ortes ihres Vorkommens. Ihre Entstehung ist als abhängig von den Bedingungen der Kohlensäurezersetzung bewiesen.

Für sein »Assimilationsprodukt« solche Nachweise zu bringen, hat Pringsheim ganz unterlassen, was um so mehr zu tadeln, als der Weg der Untersuchung ja durch Sachs' Arbeiten über die Stärkebildung genau vorgezeichnet war. Pringsheim brauchte diese Versuche nur mit der veränderten Fragestellung bezüglich des Hypochlorins nachzumachen. Bildet sich das Hypochlorin in kohlensäurehaltiger Luft, fehlt es in kohlensäurefreier? Das sind die Aufgaben, die Pringsheim am nächsten gelegen hätten. Die letztere Frage ist nun schon von Pfeffer [1]) entschieden worden. Eine

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, pag. 195.

Digitized by Google

Pflanze verlor in kohlensäurefreier Luft zwar schnell die Stärke, aber immer noch ließ sich durch Salzsäure jenes »Hypochlorin« nachweisen. Die Versuche, die Pringsheim machte, um das »Hypochlorin« als Assimilationsprodukt zu legitimiren, beweisen gar nichts. Dass es bei Angiospermen im Dunkeln verschwindet, dass es bei Gymnospermen in Keimlingen, die ohne Licht erzogen, sich zeigt, kann nur beweisen, dass das »Hypochlorin« das Vorhandensein von Chlorophyll voraussetzt. Pringsheim sucht eine Stütze für seine Ansicht in dem allgemeinen Vorkommen des Hypochlorins, er sagt: »außer dem Hypochlorin ist kein einziger Körper, auch die Stärke nicht, ein constantes und nothwendiges, allen Chlorophyllkörnern gemeinsames Produkt«.[1]) Wo ist der Beweis dafür? Die wenigen Pflanzen, die Pringsheim untersuchte, erlauben wohl kaum diese Generalisation. Außerdem behauptet Pringsheim p. 301, dass das Hypochlorin nicht in allen Chlorophyllkörnern vorkomme, sogar in ganzen Geweben fehle. Allerdings passt ihm diese Behauptung an jenem Ort besser. Eine famose Methode, immer Beweise zur Hand zu haben, indem man zwei entgegengesetzte Behauptungen auf einander leimt und dem Skeptiker je nach Bedürfnis die eine oder die andere Seite vorhält.

Pringsheim's Entdeckung des »primären Assimilationsproduktes« löst sich also allgemach in die gewaltigste Selbsttäuschung auf.

Was der Leser mir entgegnen wird, liegt auf der Hand. Er wird sagen: es ist aber doch nicht lauter Dunst, es liegt doch etwas Reelles vor. Die »braune, fettartig-schmierige Masse« ist doch in der That vorhanden und lässt sich nicht wegleugnen. Allerdings nicht, sie soll auch nicht in ihrer Existenz bedroht werden, vielmehr wollen wir, obgleich es kaum lohnt, diese »schmierige Masse« etwas zu reinigen suchen. Was ist diese Substanz, der die Ehre erwiesen wurde, von Künstlerhand auf 14 Tafeln abkonterfeit zu werden?

Jedermann, der ein wenig chemische Kenntnisse besitzt, wird wohl auf den naheliegenden Gedanken kommen, dass, wenn Salzsäure auf einen so empfindlichen Körper, wie das Chlorophyll ist, einwirkt, Zersetzungsprodukte sich bilden. Die braune Masse ist jedenfalls ein solches Zersetzungsprodukt der Bestandtheile des Chlorophylls. Diesen ganz naheliegenden Gedanken weist Pringsheim, natürlich wie immer ohne Gründe, ab. Er sagt[2]): Werden nun grüne Gewebe mit Salzsäure behandelt, so bemerkt man an ihnen unmittelbar nach Hinzufügung der Säure keine andere auffallende Erscheinung, als ihre plötzliche Farbenänderung. Das ganze Gewebe sowohl, wie die einzelnen Chlorophyllkörner in den Zellen nehmen, wie wohl Jeder weiß, der Untersuchungen über Chlorophyll angestellt hat, sofort einen gelbgrünlichen, goldgelben oder mehr bräunlichen Ton an. Hierbei findet jedoch weder eine Zerlegung des

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 395. 2) l. c. pag. 295.

Digitized by Google

grünen Farbstoffes statt — wie man dies so häufig fälschlich behauptet hat — noch nimmt die Salzsäure selbst den Farbstoff auf, sie bleibt ganz farblos«.

Dieser Passus ist einmal wieder recht charakteristisch für den ganzen Geist der Arbeit. Mit größter — um ein mildes Wort zu brauchen — Kühnheit wird erklärt, es sei eine falsche Behauptung, dass Salzsäure den Chlorophyllfarbstoff zersetze. Nicht nur positive Ergebnisse competenterer Beobachter werden als »fälschliche Behauptung« bezeichnet, sondern die einfachsten Folgerungen chemischer Elementarkenntnisse ignorirt. Bei der leichten Zersetzlichkeit organischer Verbindungen wäre es sehr merkwürdig, wenn keine Zersetzung des Chlorphyllfarbstoffes, der sich schon mit Wasser zersetzt, einträte. Wäre wirklich Letzteres der Fall, so hätte Pringsheim dies zu erörtern, da wir keinen Grund haben, ihm aufs Wort zu glauben, »hierbei findet keine Zerlegung statt«. Wenn Pringsheim die Farbenänderung des Chlorophylls beim Behandeln mit Salzsäure nicht genügt, um an eine chemische Umsetzung zu glauben, so verweist er damit die gesammte qualitative chemische Analyse in die Rumpelkammer, welche fast ausschließlich auf den Farbenreactionen basirt und, wie ich denke, ein recht festes Zutrauen verdient.

Die weiteren, ganz hinfälligen Gründe, welche Pringsheim p. 301 noch gegen die Meinung vorbringt, dass Salzsäure zersetzend wirke, will ich dem Leser ersparen. Es steht fest, dass die braune Masse außer Zersetzungsprodukten des Chlorophyllkornes auch solche des Farbstoffes enthält. Wem es von Interesse erscheint, zu erfahren, was für Substanzen bei Einwirkung von Salzsäure auf Chlorophyll entstehen, dem steht der einzige und allbekannte Weg offen, das »Hypochlorin« in größerer Menge darzustellen und nach bekannten chemischen Methoden zu untersuchen. Für die Physiologie wird dabei wohl nicht viel herauskommen. Dass Pringsheim diesen einzigen erfolgreichen Weg nicht einschlug, ist ganz unverständlich.

Will man sich nun vorher irgend welche Gedanken über das »Hypochlorin« machen, so steht dies ja frei, allein es wird wohl Niemand dieselben als Thatsachen ausgeben wollen. Da das Vorkommen von Aldehyden als Assimilationsprodukten hypothetisch annehmbar ist, so könnte das »Hypochlorin« etwa zum Theil ein Umwandlungsprodukt eines Aldehyds sein, vielleicht ein Aldehydharz, mit welchem Pringsheim's Substanz einige Ähnlichkeit hat. Aldehydharze sind Polymerisationsprodukte der Aldehyde und Salzsäure ist ein bekanntes Mittel, um Aldehyde zu polymerisiren, die Bedingungen wären also gegeben. Es fällt mir nun gar nicht ein, etwa das »Hypochlorin« direkt für ein Aldehydharz auszugeben, ich wollte nur zeigen, wie man sich das Vergnügen gewähren könne, auch ohne grobe chemische Verstöße zu begehen, sich in allerlei Combinationen zu ergehen, die allerdings wissenschaftlich werthlos sind. Am allerwenigsten kommt man wohl

Digitized by Google

auf den Gedanken, dass die braune harzige Masse ein Assimilationsprodukt sei, denn wir sind doch wohl gezwungen, Harze und ätherische Öle als Endprodukte des Stoffwechsels, nicht als Anfangsprodukte der Assimilation anzusehen.

Sehr merkwürdig ist, dass Pringsheim sich gar nicht mit dem durch Wasserdämpfe abgeschiedenen grünen Öl, welches doch allein mit einiger Aussicht die chemische Untersuchung lohnte, beschäftigt. Er hält es für einen neben dem Hypochlorin im Chlorophyllkorn befindlichen Körper, während es doch wahrscheinlicher ist, dass das »Hypochlorin« aus ihm durch Salzsäure entsteht.

Verlassen wir das Hypochlorin und Pringsheim's chemische Untersuchungen. Wenn die Chemiker sich bedanken werden, solch' eine Köcherei als Anwendung ihrer Wissenschaft zu respektiren, so müssen die Physiologen die Resultate ebenfalls dankend ablehnen.

Wir kommen jetzt zur »Photochemischen Methode« und der Hypothese über die Athmung.

Gehen wir auf den zweiten Theil der Abhandlung etwas näher ein. Wieder dieselbe Ignorirung der Thatsachen, derselbe Despotismus. Nägeli's und Sachs' Untersuchungen über Temperaturmaxima für das Pflanzenleben werden nicht berücksichtigt. Die Wirkungen im intensiven Sonnenlicht sind nach Pringsheim »reine Lichtwirkungen«. Die Beweise dafür sind ganz ungenügend.

Die Wirkungen des intensiven Sonnenlichtes auf Pflanzenzellen hat allerdings, so viel mir bekannt, bisher Niemand beobachtet, wohl aus demselben Grunde, wesshalb noch Niemand neugierig war, zu erfahren, wie sich wohl eine Pflanze in einem Platinschmelzofen befinden würde. Da man die Empfindlichkeit mancher Pflanzen gegen helles Sonnenlicht schon kennt, so nimmt es nicht Wunder, dass Pringsheim's Objekte in durch Linsen concentrirtem Licht der »Lichtstarre« und dem »Lichttod« anheimfielen.

Für die Erklärung der Lebenserscheinungen war wohl von derartigen Versuchen nicht viel zu erwarten, die vielmehr ein Studium der Todeserscheinungen genannt werden müssen. Aus zwei Gründen hat Pringsheim die Wirkungen intensiven Lichtes zu studiren unternommen. Er sagt [1]): »Es erschien mir als ein fühlbarer Mangel in den verschiedenen Versuchen über die relative Energie der Spektralfarben im Gaswechsel der Pflanzen, dass sie bisher ausschließlich mit niedrigen und nur ungenügenden Lichtintensitäten ausgeführt waren. Offenbar befinden sich die Pflanzen, die hinter farbigen Schirmen wachsen, gegenüber ihren normalen Bedingungen in relativer Dunkelheit. — Denn alle farbigen Schirme und Flüssigkeiten, die man anwandte, um sogenanntes monochromatisches, blaues und vio-

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 316.

Digitized by Google

lettes Licht zu erzeugen — blaue Gläser und genügend concentrirte Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak — sind ungemein dunkel. — Bei den angewandten grünen und gelben Schirmen — Lösungen von Chlorkupfer und Kaliumbichromat, oder grünen Gläsern — ist dies in geringerem Grade der Fall, wie schon die unmittelbare, physiologische Empfindung ihrer Helligkeit erkennen lässt, die, wenn auch kein absolutes, so doch immerhin ein gewisses approximatives Maß der Intensität abgiebt«.

Wieder ein Pröbchen Pringsheim'scher Selbstgenügsamkeit. Auf welchem leicht zu vermeidenden, allbekannten Irrwege Pringsheim wandelt, werden die meisten Leser sehen. Vermieden hätte Pringsheim denselben durch das Studium von Helmholtz' physiologischer Optik, oder schneller und bequemer durch die Lectüre eines kleinen, aber sehr lesenswerthen Aufsatzes von Sachs[1]). Seine »relative Dunkelheit« würde sich dann plötzlich erhellt haben.

Der zweite Grund Pringsheim's, beim intensiven Licht das Heil zu suchen, ist, außer der von ihm schon betonten Unbrauchbarkeit aller bisherigen Wissenschaft überhaupt, die besondere Unzweckmäßigkeit der Gasanalyse. Er sagt[2]): »Die gesammte qualitative und quantitative Controle (soll wohl heißen Analyse) der eingeathmeten und ausgeathmeten Luft giebt keinen direkten Aufschluss über den Antheil, welchen die einzelnen Zellbestandtheile an den Vorgängen nehmen. Anders, wenn die chemischen Wirkungen des Lichtes durch Bestrahlung der Zelle unter dem Mikroskop unter Bedingungen erzeugt werden, die eine rasch eintretende Wirkung hervorrufen und deren Abänderung in der Hand des Beobachters liegt. Anstatt auf Umwegen aus der Beschaffenheit der Gasgemenge bei der Athmung zu erschließen, lassen sie sich unmittelbar an den Veränderungen studiren, welche der Zellinhalt unter dem Auge des Beobachters erleidet. Durch geeignete Variation der Versuche kann man dann ferner die Bedingungen feststellen, unter welchen überhaupt photochemische Wirkungen in der Pflanzenzelle eintreten und ausbleiben, und auch die besonderen Körper bestimmen, an welchen sie eintreten«.

Das lautet wie die Anpreisung eines Geheimmittels, welches Alles, selbst das Unmögliche, leisten soll. Pringsheim's neue Methode soll die qualitative und quantitative Analyse ersetzen. Man soll quantitative Veränderungen unter dem Mikroskop sehen können. Man soll auch sehen können, an welchen »besonderen Körpern« des Zellinhaltes chemische Veränderungen vor sich gehen, obgleich wir noch gar nicht wissen, aus welchen »besonderen Körpern« der Zellinhalt besteht. Unsere Spannung steigt aufs Höchste. Der Autor selbst fühlt die Nothwendigkeit, uns über die Fremdartigkeit seiner Methode zu beruhigen.

1) Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reagentien für das Licht. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, I, pag. 278.

2) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 315.

Digitized by Google

Sehen wir, welche analytischen Erfolge der Autor mit seiner Methode erlangt. Nachdem er einige Spirogyren oder Nitellen bis in die geheimsten Kammern ihres Lebens so beleuchtet hat, dass der Chlorophyllfarbstoff sich eilig davonmachte, sagt er: [1])

»Es ist mir bisher nicht möglich gewesen, nachzuweisen, was aus dem verschwundenen Chlorophyllfarbstoff der Zelle wird. Man findet in Folge seiner Zerstörung keinen neuen Stoff in der Zelle, der als Produkt der Zerstörung zu betrachten wäre. Eben so wenig ist in der Zelle eine Vermehrung der bereits vorhandenen Stoffe in Folge seiner Zerstörung nachweisbar«.

Nichts also von dem, was der Autor in dem oben mitgetheilten Prospekt über seine Methode versprach, hat er gehalten. Pringsheim kann keinen neuen Stoff, der nach der Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes resultirte, nachweisen, d. h. sehen. Ja, wie will er dies denn auch. Wenn nun das Zersetzungsprodukt eine farblose, in Wasser lösliche Substanz wäre? Aber nach Pringsheim ist die Stoffmenge in der Zelle nach der Zersetzung nicht größer geworden. Auch dies will Pringsheim sehen können. Welch' ein quantitatives Sehorgan muss ein Beobachter besitzen, der die Zu- oder Abnahme von Stoff, welche durch Umwandlung der winzigen Quantität Chlorophyllfarbstoff eintritt, ohne Weiteres sehen kann. Oder hat Pringsheim etwa die Zellen vor und nach der Beobachtung auf einer mikroskopischen Wage gewogen? Vielleicht — denn er sagt, da keine Zunahme des Zellinhaltes zu constatiren sei, so müsse das Umwandlungsprodukt in Gasform entwichen sein.

Pringsheim lässt seine Opfer, Spirogyren und Nitellen, nicht nur bei intensivem weißem Licht, sondern auch in blauer, grüner und rother Beleuchtung verscheiden und findet dabei folgendes:

1) Die Zerstörung des Zellinhaltes findet in intensivem Licht nur bei Gegenwart von Sauerstoff statt, nicht in Wasserstoff und Kohlensäure etc.

2) Die Zerstörung des Zellinhaltes findet im intensiven weißen Licht am schnellsten statt, fast eben so schnell im intensiven blauen und grünen Licht. Im rothen dagegen ist die Störung gering oder unterbleibt innerhalb eines begrenzten Zeitraumes ganz. [2])

3) Der Tod des Protoplasmas erfolgt meistens erst nach der Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes.

Die Beobachtung 1) scheint zum Theil überflüssig. Unter »Zerstörung« einer organischen Substanz verstehen wir im Allgemeinen eine »Oxydation«, und auch Pringsheim hat, wie er ausdrücklich betont, die Absicht, die Wirkung des Lichtes auf die Oxydation nachzuweisen. Wenn er es nun für nothwendig hält, noch außerdem durch den Versuch zu bestätigen, dass eine Oxydation in Wasserstoff oder Kohlensäure nicht stattfindet, und sogar,

---

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 345. 2) l. c. pag. 336.

Digitized by Google

nachdem er sich davon überzeugt, dass beide nicht zerstörend wirken, auch noch ein Gemisch beider Gase prüft, so giebt dies wieder ein Urtheil über das chemische Denken Pringsheim's. Solche Versuche zeugen nicht von einem Streben nach Genauigkeit, sondern von Unwissenheit. Es wäre doch wohl ein Unsinn, wenn man versuchen wollte, ob eine Säure etwa mit anderen Säuren Salze bilde.

Die Beobachtung 2) will ich nicht anzweifeln, obgleich dieselbe mit den bekannten Versuchen in Widerspruch steht, in denen nachgewiesen wurde, dass Chlorophylllösungen hinter blauem Licht gewöhnlicher Stärke länger unzersetzt bleiben als hinter rothem. Pringsheim's Beobachtung steht im Einklang mit der bekannten Wirkung der blauen Hälfte des Spektrums, chemische Spaltungen hervorzurufen. Dennoch leiden Pringsheim's Angaben auf pag. 343 und 344 der Hauptabhandlung an Unsicherheit.

Auch die Beobachtung 3) lasse ich als richtig bestehen.

Aus diesen Wahrnehmungen zieht Pringsheim folgende Schlüsse:

Aus Beobachtung 1): Das Licht beeinflusst die chemische Affinität des Zellinhaltes zum Sauerstoff, d. h. es steigert die Athmung. [1])

Aus Beobachtung 2): Die oxydirende Wirkung des Lichtes kommt hauptsächlich den blauen und grünen Strahlen zu. [2])

Aus Beobachtung 3): Der Chlorophyllfarbstoff schützt den Zellinhalt vor Zersetzung, d. h. vor Oxydation.

Diese Schlüsse zusammenfassend, stellt Pringsheim die Hypothese auf:

Auch in der lebenden Pflanze wirkt das Chlorophyll als eine schützende Decke und mäßigt den schädlichen Einfluss des Lichtes auf das Protoplasma. Er sagt [3]): »Es lassen daher diese Versuche, durch welche die bedeutende, bis zur Zerstörung gesteigerte Athmung im intensiven Licht erwiesen wird, zugleich die bisher völlig ungeahnte Function des Chlorophylls hervortreten, durch seine starken Absorptionen, namentlich der sogenannten chemischen Strahlen, die Intensität der Athmung zu beschränken und so als Regulator der Athmung zu dienen.«

Beleuchten wir zunächst die Schlüsse Pringsheim's einmal mit dem intensiven Licht der Überlegung, um über die Berechtigung oder Nichtberechtigung derselben uns klar zu werden.

Pringsheim's Beobachtung, dass der Chlorophyllfarbstoff im concentrirten Sonnenlicht zerstört werde, ehe das Protoplasma absterbe, berechtigt nicht zu dem Schluss, dass der Farbstoff das Protoplasma schütze, sondern nur zu dem, dass der Chlorophyllfarbstoff im intensiven Licht schneller zerstört werde, als das lebendige Protoplasma, was eigentlich nicht gegen die Erwartung ist. Wenn Jemand ins Wasser fällt, wird er zuerst nass, dann erst ertrinkt er.

---

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 344 und III. Abth. pag. 11.
2) l. c. pag. 342. 3) l. c. III. Abtheilung pag. 11.

Digitized by Google

Der eine Schluss Pringsheim's ist unberechtigt, kann also die Hypothese nicht stützen.

Der andere Schluss ist der, dass intensives Licht die Athmung steigere. Die Athmung ist zwar eine Oxydation, allein nicht jede Oxydation Athmung zu nennen. Man könnte vielleicht passend Athmung als eine Oxydation mit physiologischem Effekt bezeichnen. Die gesteigerte Wirkung des Sauerstoffs im concentrirten Sonnenlicht wäre daher wohl keine Athmung, sondern eine heftige Oxydation. Wenn ein gerichtlicher Chemiker einen Kadaver mit Kaliumchlorat und Salzsäure oxydirt, so nennt man das doch wohl nicht »eine bis zur Zerstörung gesteigerte Athmung«.

Der zweite Schluss Pringsheim's ist also ebenfalls unberechtigt, kann also seine Hypothese nicht stützen. Der dritte Schluss, aus der Wirkung farbigen Lichtes gezogen, ist, da er dem zweiten im Wesentlichen gleich ist, ebenfalls hinfällig.

So haben wir denn das merkwürdige Resultat gewonnen, dass Pringsheim's Hypothese über die Chlorophyllfunction sich gar nicht aus seinen Versuchen ergeben kann, sondern von den photochemischen Untersuchungen ganz unabhängig ist.

Pringsheim hätte seine Hypothese über die Chlorophyllfunction mit derselben Berechtigung aussprechen können, ohne uns ein Wörtchen von seinen photochemischen Untersuchungen mitzutheilen, und wenn er dies gethan hätte, so würde er vielleicht die Zuerkennung einiger Phantasie geerntet haben.

Da wir den größten wissenschaftlichen Ernst aufgeboten haben, um in das Labyrinth Pringsheim'scher Unwissenschaftlichkeit einzudringen, so dürfen wir uns zum Schluss auch mit dieser Träumerei über die Chlorophyllfunction beschäftigen. Hat dieselbe irgend eine Wahrscheinlichkeit?

Pringsheim's Glaube, das Chlorophyll schütze die Pflanze gegen das Licht, macht zunächst die Voraussetzung nöthig, »das Licht ist für die Pflanze schädlich«.

Es ist Alles schon dagewesen. — Vielleicht erinnert sich der Leser, dass wir hier nur eine aufgewärmte Ansicht Senebier's vor uns haben.

Soll ich diese Ansicht noch heute widerlegen? Wenn auch die Schattenpflanzen das Licht meiden, was sind sie gegen die große Masse der Lichtpflanzen, und wenn Pringsheim einwenden könnte, dass die Flora unter unserem trübseligen deutschen Himmel die größte Zeit des Jahres »in relativer Dunkelheit« vegetire, so giebt es doch andere gesegnete Länder, wo dies nicht der Fall ist. In den Tropen gedeiht trotz brennender Sonnengluth ein recht stattliches Pflanzengeschlecht. Von einer Schädlichkeit des Sonnenlichtes gewöhnlicher Art ist keine Rede.

Dass die ganze Ansicht Pringsheim's nur ein unbestimmter Traum ist, ergiebt sich daraus, dass man eine klare Vorstellung, wie die Chlorophyllfunction als Athmungsregulator in Wirklichkeit eintreten soll, nicht ge-

Digitized by Google

winnen kann. Der Chlorophyllfarbstoff soll die assimilirenden Organe vor zu intensiver Athmung schützen. Demnach müsste Athmung nur in den Chlorophyllkörnern stattfinden. Dies glaubt Pringsheim in der That, wie aus einer Erwiderung gegen Stahl's Einwände hervorgeht. Nicht nur ist die Berechtigung dieser Vorstellung ohne jede Stütze, sondern sie widerspricht unseren Vorstellungen über die Athmung durchaus. Die Begründung Pringsheim's für diese letzte Ansicht ist geradezu abgeschmackt. Die Assimilationsorgane sollen desshalb des Schutzes gegen das Licht bedürfen, damit die Assimilationsprodukte, die sich aus Kohlensäure und Wasser bilden, nicht durch das Licht zerstört werden. Nun kennt man aber weder die ersten Assimilationsprodukte noch ihre Eigenschaften, weiß also noch gar nicht, ob sie durch das Licht zerstörbar sind. Wir wissen andererseits aber sehr genau, dass das Licht zur Bildung der Assimilationsprodukte unbedingt nothwendig ist, mithin ist es wohl eine seltsame Vermuthung, sie würden durch das Licht zerstört. Gar nicht zu Pringsheim's Ansicht passt die Thatsache, dass Pflanzen in schwachem Licht »den Schutzapparat«, das Chlorophyll ausbilden, obgleich sie nicht assimiliren.

Wir wären ans Ende der Erzeugnisse gelangt, welche Pringsheim in seiner Abhandlung dargeboten. Er fasst am Schluss derselben in den Abschnitten IV bis VI das ihm Wichtige zusammen. Es lohnt sich nicht, nachdem wir uns überzeugt, dass auf den ersten 80 Seiten der Abhandlung kein wissenschaftlicher Gedanke sich fand, zu untersuchen, ob etwa in den letzten 40 sich ein solcher verborgen habe. Ich unterlasse desshalb eine ausführliche Analyse dieser Abschnitte, welche bezüglich des Reichthums an Unklarheit und Widersprüchen sich den übrigen anreihen und den Gesammteindruck der Abhandlung nicht stören. Dennoch muss ich auf den Abschnitt IV der Hauptabhandlung aufmerksam machen.

Pringsheim bekundet in demselben den Besitz einer Ironie, um die ihn die Romantiker beneiden könnten. Nachdem er ein ganzes Buch geschrieben, um zu beweisen, dass der Chlorophyllfarbstoff den Zellinhalt gegen den schädlichen Einfluss des Lichtes schütze, wendet er allen ihm zu Gebote stehenden Scharfsinn auf, um seine Hypothese selbst zu widerlegen.

Zunächst frappiren Sätze, wie der folgende[1]: »Ich will aber doch hier noch besonders hervorheben, dass es durch geeignete Versuche an grünen Zellen gelingt, sich noch direkt davon zu überzeugen, dass der Chlorophyllfarbstoff bei der Zerstörung im Licht gar nicht nothwendig mitwirken muss.«

Es schwindelt dem Leser bei solchen Sätzen, man muss sich erst besinnen, was man bisher gelesen hat und was Pringsheim beweisen will. Wir waren bisher der festen Überzeugung, es solle bewiesen werden, dass

1) Pringsheim, Hauptabhandlung pag. 371.

Digitized by Google

der Chlorophyllfarbstoff die Zerstörung der Zelle durch das Licht verhindere. Jetzt plötzlich beweist der Autor, dass der Chlorophyllfarbstoff nicht nothwendig bei der Zerstörung der Zelle mitwirken muss.

Jetzt hilft der Farbstoff plötzlich bei dem Zerstörungswerke mit.

Gleich darauf fährt Pringsheim fort: »Man kann nämlich grüne Zellen ebenso leicht im Licht zerstören, wenn man bei ihrer Insolation das Sonnenbild auf eine Stelle an ihnen richtet, die von Chlorophyllkörpern ganz entblößt ist.«

Wie reimt sich dieser Satz mit Pringsheim's Ziel zusammen? Er will und soll ja nicht beweisen, dass chlorophyllfreie Zellen ebenso leicht im Licht zerstört werden als chlorophyllhaltige, sondern leichter.

So geht es weiter und nach Sätzen, wie der folgende und ähnliche[1]: »ich wiederhole hier nur kurz, dass die Zerstörung des Protoplasmas und sogar der Tod in den grünen Zellen früher erfolgt, als die Zerstörung des Farbstoffes beendet ist«, hat uns Pringsheim selbst vollkommen überzeugt, dass der Lichttod der Zellen von dem Farbstoff ganz unabhängig ist, und wir sehen den grünen Schutzengel, von seinem eigenen Meister vertrieben, davonfliegen.

Allein dieser bemerkt dies nicht und spricht noch einmal seine Hypothese in einer bemerkenswerthen Form aus:[2])

»Die Beziehungen des Farbstoffes zur Assimilation sind indirekter Natur. Sie liegen in der Herabsetzung der Athemgröße durch den Farbstoff, und so fördert dieser zwar nicht die Kohlensäurezersetzung, wohl aber, worauf es allein ankommt, die Ansammlung des Kohlenstoffs in der Pflanze.«

Pringsheim ernährt seine Organismen nicht sowohl durch Zufuhr von Nahrungsstoffen und durch Stoffwechsel, als durch Verhinderung des Verbrauchs und der Abfuhr. Diese Theorie verdient das allerhöchste Interesse der Volkswirthschaftler, denn sie könnte in ihrer Übertragung auf die Völkerernährung den Kampf um das tägliche Brot aus der Welt schaffen.

Damit beschließe ich die Beschäftigung mit einer Arbeit, welche nicht nur die aufgewandte Kraft und Zeit nicht lohnt, sondern die den Geist deprimirt. Ich habe dieselbe hier nicht herangezogen, weil sie in die Geschichte der Wissenschaft gehört. Nochmals weise ich Pringsheim's Arbeit zurück, nicht wegen der unrichtigen und mangelnden Fragestellung, nicht wegen der fehlerhaften Versuchsanstellung, nicht wegen der falschen Schlüsse. Das ließe sich alles bessern. Die Gesetze der Forschung nicht allein, das Ideal der Wissenschaft ist in dieser Arbeit beleidigt.

Ich möchte mir nicht den Vorwurf erwerben, dass ich einen Mann, dem die Wissenschaft vieles Gute dankt, aufs härteste tadele wegen eines einmaligen Irrthums. Es ist nun aber nicht das erste Mal, dass Pringsheim

1) l. c. p. 373. 2) l. c. p. 386.

ungenau beobachtete und unbegründete Thatsachen der wissenschaftlichen Welt angeboten. Schon 1868 erschien eine Publikation desselben Autors über den Einfluss des rothen und blauen Lichtes auf die Strömung des Protoplasmas, die mit den bekannten Thatsachen in vollem Widerspruch stand. Danach sollte das rothe Licht auf die Pflanzenzelle in kurzer Zeit tödtlich einwirken, während längst bekannt war, dass Pflanzen im rothen Licht wochenlang wachsen können, allerdings abnorme Wachsthumserscheinungen zeigen.

Meine Aufgabe ist beendet. Frei von dem Anspruche, ein Historiker sein zu wollen, war es meine Absicht, ein wahrheitsgetreues Bild des Wachsthums unserer Wissenschaft, zwar nur in einem kleinen Theil derselben, zu entrollen. Es ist bei uns noch lange nicht die Heilighaltung des Grundkapitals der wissenschaftlichen Leistungen vorhanden, wie dieselbe in anderen Naturwissenschaften, z. B. der Chemie und Physik, hervortritt. Dies Ziel wünschte ich anzustreben. Zugleich war es mein Wunsch, zu zeigen, wie der historischen Betrachtung auch schon die bis auf unsere Zeit reichenden Arbeiten unterworfen werden können. Dies erscheint fruchtbarer, als die herrschende Mode, am Anfang einer Abhandlung über ein Specialgebiet die mit demselben in Beziehung stehenden Arbeiten chronologisch aufzuführen und damit einen wenig Nutzen bringenden Katalog zu schaffen, der meist ebenso interesselos zusammengestellt ist, als er den Leser langweilt. Möge auch in der Wissenschaft die Geschichte etwas mehr Gericht sein.

Digitized by Google

XXIV.

Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen.

Von

Dr. Emil Detlefsen.

»It is hardly an exaggeration to say that the tip of the radicle thus endowed and having the power of directing the movements of the adjoining parts, acts like the brain of one of the lower animals; the brain being seated within the anterior end of the body, receiving impressions from the sense organs and directing the several movements.«[1])

Mit diesem Satze schließt Ch. Darwin das Résumé seiner Untersuchungen über die Reizbarkeit der Wurzeln. Alle Krümmungen wachsender Wurzelspitzen, mit alleiniger Ausnahme der durch Druck auf die einige Millimeter oberhalb der Wurzelspitze liegende Partie hervorgebrachten, werden von Darwin betrachtet als Reizkrümmungen, dadurch hervorgerufen, dass der Reiz allein auf die Wurzelspitze einwirkt, und dass diese dann die über ihr liegenden Partien der Wurzel zu Krümmungen veranlasst. Für eine derartige Krümmung reizbarer Pflanzentheile, hervorgerufen durch einen Reiz, der auf von ihnen entfernt liegende, sich selbst nicht oder doch nur unmerklich bewegende Organe einwirkt, lassen sich leicht Analogien im Pflanzenreiche auffinden. Dagegen steht es bis jetzt ohne Beispiel da, dass ein und dasselbe Organ nicht bloß Reizempfindungen verschiedener Art aufnimmt, sondern dieselben auch zu unterscheiden im Stande ist, und je nach der Art der empfundenen Reize verschiedene Bewegungen ausführen lässt.

---

1) Charles Darwin, The power of movement in plants, pag. 573. Die kritische Studie von Wiesner über dies Werk, betitelt: »Das Bewegungsvermögen der Pflanzen«, erhielt ich leider erst, als meine Arbeit schon vollendet war, und ich konnte dieselbe daher nicht berücksichtigen. Es freut mich, constatiren zu können, dass ich in manchen wesentlichen Punkten zu Resultaten gelangt bin, die mit denen Wiesner's übereinstimmen.

Digitized by Google

Auch die Vergleichung der Wurzelspitze mit dem Gehirn eines niederen Thieres vermag seine Ansicht nicht plausibler zu machen, denn die einzelnen Centra des Gehirns reagiren doch auch auf sämmtliche sie treffenden Reize in derselben Weise. Außerdem erhalten sämmtliche reizbaren Organe im Thier- und Pflanzenreich ihre Perceptionsfähigkeit erst, wenn sie auf einer bestimmten Stufe der Entwicklung angelangt sind; embryonale Gewebe ermangeln der Reizbarkeit. Nun sind es aber gerade die im Zustande embryonaler Gewebe befindlichen Vegetationspunkte der Wurzeln, von denen Darwin behauptet, dass sie eine völlig beispiellose Perceptionsfähigkeit besitzen sollen. Zwar könnte man bei oberflächlicher Lectüre des Darwin'schen Buches darüber in Zweifel sein, ob er wirklich den Vegetationspunkt als das Centralorgan für alle Bewegungen betrachtet, denn er spricht immer nur von der Wurzelspitze. Doch folgender Satz [1]) benimmt darüber jeden Zweifel: »the sensitiveness of the tip cannot be accounted for by its being covered by a thinner lager of tissue than the other parts, for it is protected by the relatively thick root-cap.« Von dem Gewebe des Vegetationspunktes, das die Wurzelhaube umschließt, sind nun nicht etwa bestimmte, verschieden gelagerte Zellcomplexe als die Centra für die verschiedenen Bewegungen zu betrachten, denn Darwin sagt ausdrücklich [2]), die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für Gravitation, Differenzen der Luftfeuchtigkeit und Druck betreffend: »and it would be an advantage, perhaps a necessity, for the interweighing and reconciling of these three kinds of sensitiveness, that they should be all localised in the same group of cells which have to transmit the command to the adjoining parts of the radicle, causing it to bend to or from the source of irritation.«

Da mir aus den oben angeführten Gründen das Vorhandensein einer solchen Organisation der Wurzelspitze unwahrscheinlich war, auch Darwin's Experimente, wie weiter unten genauer mitgetheilt werden soll, mancherlei Bedenken zulassen, habe ich über diesen Gegenstand eine Experimental-Untersuchung angestellt, deren Resultate hier vorliegen.

Die Arbeit wurde von mir während der diesjährigen Sommerferien im botanischen Institute zu Würzburg begonnen und in den wesentlichsten Punkten vollendet. Herrn Hofrath v. Sachs, der mich dabei in jeder Weise aufs freundlichste unterstützt hat, sage ich hiermit meinen ergebensten Dank.

Die Temperatur war während der Monate Juli und August eine ziemlich hohe, das Wachsthum der Wurzeln daher ein recht ausgiebiges, doch habe ich sämmtliche für die vorliegenden Fragen irgendwie in Betracht kommenden Versuche während der folgenden Herbstmonate September

1) l. c. pag. 550. 2) l. c. pag. 544.

Digitized by Google

und Oktober bei einer Temperatur, die zwischen 10 und 20° schwankte, wiederholt, um dem Einwurfe zu entgehen, dass ich Wesentliches übersehen hätte, weil ich nicht bei günstiger Temperatur arbeitete.

I. Reizbarkeit der Wurzelspitzen für Berührung und seitlichen Druck.

Um zu sehen, wie Wurzeln Hindernisse im Boden, auf die sie aufstoßen, überwinden, befestigte Darwin Bohnenwurzeln (Vicia Faba) so, dass sie nahezu senkrecht auf unter ihnen liegende Glasplatten aufstießen, oder er kittete dünne Holzsplitter auf mehr oder weniger steil aufgerichtete Glasplatten, so dass an den Glasplatten hinabwachsende Wurzeln auf die Holzsplitter aufstoßen mussten. Er beobachtete dann immer eine nach kurzer Zeit eintretende Krümmung der Wurzeln. Leider ist nicht angegeben, in welchem Medium die Wurzeln sich bei diesen Versuchen entwickelten. Es scheint fast, als ob sie sich in feuchter Luft befunden hätten. Jedenfalls waren die Bedingungen keine normalen, denn an gesunden, in Erde wachsenden Wurzeln habe ich eine Abplattung der Wurzelhaube beim Auftreffen auf einen festen Gegenstand niemals bemerken können. Auch passt der Ausdruck »zart« (»delicate«) durchaus nicht für die Beschaffenheit der Haube einer gesunden Wurzel. Dieselbe ist vielmehr ein sehr derbes und festes Gewebe, was man sofort bei Anfertigung eines mikroskopischen Längsschnittes durch eine Wurzelspitze an dem Widerstande fühlt, den das Messer beim Hindurchdringen durch die Wurzelhaube zu überwinden hat. Da sich die Krümmung auf eine Strecke von 8—10 mm erstreckte, so folgert Darwin daraus, dass dies nicht eine direkte Wirkung des Druckes auf die Wurzelspitze sein kann, denn: »the radicles did not present the appearance of having been subjected to a sufficient pressure, to account for their curvature.«[1] Darwin selbst hat gezeigt, dass eine senkrecht abwärts wachsende Faba-Wurzel, wenn sie in ihrer Verlängerung gehemmt wird, einen Druck von $^1/_4$ Pfund (?) ausüben kann.[2] Wenn auch die Anstellung des Versuches, der zu diesem Resultate führte, nicht ganz vorwurfsfrei ist, immerhin wird doch der Druck, den eine nach unten vordringende Wurzelspitze beim Auftreffen auf eine feste Unterlage auszuhalten hat, hinreichend sein, um die Biegung der Wurzel zu erklären, und dass diese Biegung nicht in der älteren ausgewachsenen Wurzel, sondern vorwiegend innerhalb der wachsenden Region derselben stattfindet, kann nicht befremden, da Wurzelspitzen für längere Zeit andauernde Druckwirkungen sich wie plastische Körper verhalten.[3] Doch kann bei dicken, wenig biegsamen Wurzeln ein seitlicher Druck auf die Spitze immerhin

1) l. c. pag. 130. 2) l. c. pag. 74.
3) Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl. pag. 752.

Digitized by Google

sich bis zu beträchtlicher Größe steigern, ehe sie sich biegen. Feuchte Löschpapierblätter unter einem Winkel von circa 45° von den Wurzeln getroffen, werden von ihnen durchbohrt, auch wenn sie in mehrfacher Lage übereinander liegen.[1] Horizontale Wurzeln von Vicia Faba sind, während sie sich in feuchter Luft geotropisch abwärts krümmen, im Stande, einen vertikal nach oben wirkenden Druck von fast 1 g zu überwinden.[2]

Hiermit steht ein Experiment von Darwin in direktem Widerspruch. Er ließ eine senkrecht hinabwachsende Fabawurzel auf ein Blatt Stanniol auftreffen, das über feuchten Sand ausgebreitet war; die Wurzel bog sich seitwärts, ohne auf dem dünnen Stanniolblatt die geringste Vertiefung hervorzubringen.[3] Da die Annahme, dass schon der geringste seitliche Druck das Wachsthum der gedrückten Stelle alterirt (pag. 131), nicht genügt, die Krümmung der höher gelegenen Partien der Wurzelspitze zu erklären, so kommt Darwin zu der Vermuthung, dass die vorliegende Erscheinung eine Reizbewegung sei, eine Vermuthung, die er durch Versuche über die Wirkung von an die Wurzelspitze angeklebten kleinen Körperchen bestätigt findet.

Den von Darwin beschriebenen Versuch habe ich oft wiederholt, aber immer mit entgegengesetztem Erfolge: Die Stanniolblätter wurden immer von den Wurzeln durchbohrt. Die benutzten Stanniolstücke waren selbstverständlich ohne Löcher und hatten eine mittlere Dicke von 0,0074 mm. Dieselbe wurde berechnet aus dem Gewicht eines genau rechteckigen Stanniolblattes von gemessener Größe (120 qcm wiegen 0,6656 g) mit Zugrundelegung eines spec. Gewichtes von 7,47 für gewalztes Zinn.[4] Darwin giebt die Dicke der von ihm benutzten Stanniolplatte zu 0,00012 bis 0,00079 engl. Zoll (0,003—0,02 mm[5]) an, ohne mitzutheilen, wie er diesen Werth, der zwischen auffallend weiten Grenzen schwankt, gefunden hat.

Von meinen Versuchen mögen nur folgende hier angeführt werden:

1) Drei in Sägespänen gezogene Keimpflanzen von Vicia Faba mit Wurzeln von 2—3 cm Länge wurden in mit lockerer feuchter Erde gefüllte Blumentöpfe so gesetzt, dass die vertikal nach unten gerichteten Wurzeln ungefähr einen Centimeter weit von einem Stanniolblatte entfernt waren. Dies Stanniolblatt war mit Siegellack fest über eine ebene, weit ausgebohrte Korkplatte gespannt, die auf dem Boden des Blumentopfes lag, so dass die Stanniolplatte die runde dort vorhandene Öffnung bedeckte. Beginn des Versuches 11. August 10 Uhr Vormittags. Am Abend desselben Tages war noch nichts zu bemerken, am nächsten Morgen aber hatten sämmtliche

1) Sachs, diese »Arbeiten« Bd. I, pag. 213 Anm.
2) Sachs, ibidem pag. 451. 3) l. c. pag. 73 u. 131.
4) Wagner, Chemische Technologie, VI. Aufl. pag. 75.
5) 0,02—0,03 mm loc. cit. pag. 73 ist ein Druckfehler.

Digitized by Google

Wurzeln das Stanniol durchbohrt und waren noch 2—3 mm durch dasselbe hinabgewachsen. Temperatur der Erde 20—21° C.

2) Einen großen Blumentopf füllte ich zur Hälfte mit feuchten Sägespänen. Darauf legte ich ein Stanniolblatt. Auf dasselbe wurden wieder feuchte Sägespäne geschichtet, in die ich mit der einige Millimeter langen Wurzel senkrecht nach unten 7 Keimpflanzen von Vicia Faba legte, 1—2 cm oberhalb des Stanniolblattes. Dann wurde der Topf ganz mit Sägespänen angefüllt. Nach 2 Tagen hatten alle Wurzeln das Stanniol durchbohrt, mit Ausnahme von zweien, die schlecht gewachsen waren und die Stanniolplatte in dieser Zeit noch nicht erreicht hatten. Temperatur im Mittel 19° C. 9.—11. September 1881.

3) An die Korkplatte eines großen Glasrecipienten, wie Sachs dieselben bei seinen Versuchen über Wurzelwachsthum in feuchter Luft und in Wasser anwandte[1]), wurden drei Keimpflanzen von Vicia Faba an langen Nadeln so befestigt, dass ihre senkrecht nach unten ragenden Wurzeln nur wenige Millimeter von einer auf dem Boden des Recipienten wagerecht ausgebreiteten Schicht lockerer Erde entfernt waren. Die Cotyledonen der Pflanzen waren mit einer dünnen Lage nasser Watte bedeckt. Auf der Erde lag ein Blatt Stanniol. 11. August 1881 11 Uhr Vormittags. Als die hinabwachsenden Wurzeln das Stanniolblatt erreichten (ihre Länge war jetzt 1—2 cm), brachten sie auf demselben einen Eindruck hervor, der, während das Stanniol sich ringsum faltete, von Stunde zu Stunde tiefer wurde. Als ich dann um 3 Uhr Nachmittags am folgenden Tage den Deckel des Recipienten abhob, hatten alle Wurzeln das Stanniol durchbohrt und waren in der darunter liegenden weichen Erde gerade weiter gewachsen. Temperatur 20—21° C.

4) Ein kreisförmiger Ring von starkem Zinkblech, Durchmesser 15 cm, Höhe 3 cm, wurde auf seiner Unterseite mit einem Netz von kreuzweis verlaufenden Bindfäden überspannt (Abstand der Fäden 1,5 cm). Darauf wurde ein Blatt Stanniol gelegt. Den so gebildeten Behälter füllte ich mit feuchten Sägespänen, als Keimboden für 27 Erbsen, die vorher 24 Stunden lang im Wasser gelegen hatten. Die Entfernung der Erbsen von dem Stanniolblatt betrug 1 cm. Der so hergerichtete Apparat wurde an der Wand eines Zimmers mit einem am oberen Rande des Blechringes befestigten Bindfaden so aufgehängt, dass der durch das Stanniolblatt gebildete Boden desselben mit dem Horizont einen Winkel von 30—40° bildete. Die Temperatur schwankte während des Versuches zwischen 12 und 15° C. Beginn des Versuches am 28. November 1881. Nach 2 Tagen waren 12 und nach 3 Tagen waren 22 Wurzelspitzen durch das Stanniol hindurch gewachsen. Da die Luft in dem Zimmer recht trocken war, hörten sie auf zu wachsen, nachdem sie 3—4 mm weit senkrecht nach unten gewachsen

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. I, pag. 387.

Digitized by Google

waren. Als nach 5 Tagen die Sägespäne ausgeleert wurden, zeigte sich, dass eine Erbse überhaupt nicht gekeimt hatte, also waren von 26 Erbsenwurzeln nur 4 nicht steif genug gewesen, um das Stanniolblatt zu durchbohren.

Diese Versuche zeigen mit Bestimmtheit, dass durch einen Druck, auch wenn derselbe seitlich auf die Wurzelspitze wirkt, und wenn die Temperatur ziemlich niedrig ist, wie in unserm letzten Versuche, doch nicht ein Reiz auf die Wurzelspitze ausgeübt wird, der sie veranlasst, sich zu krümmen. Selbst ziemlich dünne und biegsame Wurzeln (Erbsenwurzeln) können recht beträchtliche mechanische Widerstände überwinden, ohne sich zu krümmen. Wenn Darwin ein anderes Resultat erhielt, so kann nur eins die Ursache davon sein: die von ihm benutzte Wurzel ist welk gewesen. Darwin giebt an [1]), dass die Empfindlichkeit der Wurzelspitzen am größten sein soll bei 55—60° F. (12,8—15,5° C.) und dass sie bei höherer Temperatur abnimmt und schon bei einer Temperatur von wenig über 20° C. verschwindet. »It appears that a temperature of about or rather above 70° F. destroys the sensitiveness of the radicles, either directly or indirectly through abnormally accelerated growth.« (Wie man sich das letztere zu denken habe, ist mir unverständlich.) Wenn also in der Mitte des Sommers die Temperatur der oberen Bodenschichten dem Wachsthum der Wurzeln am günstigsten ist und dieselben sich dort nach allen Richtungen hin ausbreiten, ermangeln sie dieses Tastvermögens, das ihnen ermöglichen soll, ihren Weg auf den Linien des geringsten Widerstandes zu suchen, und das dann vorhanden sein soll, wenn die Wurzeln nur wenig wachsen. Die vorliegenden Versuche beweisen, dass die Wurzeln bei keiner Temperatur für Druck empfindlich sind.

Zur Entscheidung der Frage: wodurch kommen die Krümmungen wachsender Wurzelspitzen zu Stande, wenn dieselben im Boden auf Hindernisse treffen? können nur Versuche mit gesunden Wurzeln, die unter durchaus normalen Bedingungen in Erde wachsen, dienen. Solche Versuche hat Darwin aber nicht angestellt.

Ich ließ die Wurzeln in mit lockerer Erde gefüllten Zinkkästen hinter Glaswänden wachsen [2]), auch in der Behandlung der Erde richtete ich mich genau nach den von Sachs [3]) gegebenen Vorschriften. Benutzt wurden zu den Versuchen die Hauptwurzeln von Vicia Faba (große und kleine Varietät), Quercus Robur, Pisum sativum und Zea Mais. Am meisten wurden Erbsenwurzeln angewandt. Nachdem die Pflanzen in Sägespänen so weit gekeimt waren, dass ihre Wurzeln eine Länge von 3—5 cm hatten, wurden dieselben, der Glasscheibe anliegend, so weit in möglichst verti-

1) l. c. pag. 142.

2) Sachs, Arbeiten a. d. bot. Institut, Bd. I, pag. 388.

3) ibidem.

Digitized by Google

kaler Richtung in die lockere Erde hinabgeschoben, dass ihre Spitze nur noch 1,5 cm weit von dem Gegenstande (Plättchen aus Kork, Holz oder Glas), auf den sie aufstoßen sollte, entfernt war. Da unter diesen Umständen immer noch mehrere Stunden vergingen, ehe die Wurzelspitze das Hindernis erreichte, war somit Gelegenheit geboten, zu sehen, ob nicht durch das Umpflanzen Störungen des Wachsthums, die Krümmungen zur Folge hatten, hervorgerufen waren. Durch Beobachtung dieser in Erde gerade abwärts wachsenden Wurzeln überzeugt man sich leicht, dass die Ansicht Darwin's[1]), wonach bei dem Hineindringen der Wurzeln in den Boden das Dickenwachsthum ihrer Spitzen, die den Boden aus einander drängen, mitwirken soll (wie trockene Holzkeile, wenn man sie anfeuchtet, Steinblöcke spalten), auf einem Verkennen der thatsächlichen Verhältnisse beruht.

Von den vielen, mehrere Tage hindurch von mir beobachteten und während dieser Zeit wiederholt gezeichneten Wurzeln mögen folgende hier als Beispiele aufgeführt werden. Eine 3 cm lange Erbsenwurzel war am 12. October Abends in die feuchte lockere Erde vertikal eingesetzt. Am 13. October, 2 Uhr Nachmittags, erreichte sie einen horizontalen, der Glasplatte fest anliegenden Holzstreifen. Die Lage ihrer Spitze wurde durch ein auf das Glas aufgeklebtes Dreieck von gummirtem Papier genau markirt, was, wenn die Lage der Spitze sich änderte, von Zeit zu Zeit wiederholt wurde. Auf jedes dieser Papierdreiecke wurde vorher mit Bleistift der Zeitpunkt vermerkt, wann es aufgeklebt wurde. Schon nach 20 Minuten ist eine geringe Krümmung der Wurzel bemerkbar, die dann von Stunde zu Stunde deutlicher wird und nach 7 Stunden, nachdem die Wurzel die feste Unterlage berührte, ihr Maximum erreicht hat (13. October, 9 Uhr Nachmittags). Die Länge der gekrümmten Partie der Wurzel bleibt immer, wenn Wurzeln, die auf feste Unterlagen drücken, sich krümmen, vom Beginne der Krümmung an unveränderlich dieselbe, d. h. die Krümmung schreitet nicht von der Spitze aus nach oben hin vor, wie ich dies immer bei Krümmungen, die durch Verletzung der Wurzelspitze hervorgerufen werden, fand. Auch ist in diesem Falle die Lage der am stärksten gekrümmten Stelle der Wurzel eine völlig andere, was weiter unten genauer aus einander gesetzt werden soll. In vorliegendem Falle war die sich krümmende Partie der Wurzel 13 mm lang, wahrscheinlich sogar noch ein wenig länger, doch ist es ja, wenn der Krümmungsradius eine gewisse Grenze überschreitet, ganz unmöglich, die Krümmung noch zu erkennen. Das Verhalten der Wurzel am 13. October, 9 Uhr Nachmittags, ist folgendes: Die Wurzelspitze liegt jetzt dem Holzstreifen unter einem Winkel von 40° an, sie ist während der letzten 7 Stunden um 2 mm vorwärts geglitten, entsprechend ihrer Lage und dem auf sie wirkenden Druck, der

1) l. c. pag. 76 und 77.

Digitized by Google

sich jetzt in zwei Componenten, eine vertikale und eine horizontale, zerlegen lässt. Die am stärksten gekrümmte Partie der Wurzel ist jetzt 7 mm von der Spitze entfernt. Der Krümmungsradius derselben beträgt auf der concaven Seite 3 mm. Die am stärksten gekrümmte Stelle der Wurzel ist seit dem Anfang des Versuches dieselbe geblieben, nur hat sie sich durch das Wachsthum der zwischenliegenden Partien der Wurzel um 1 mm von der Spitze entfernt, oder richtiger gesagt: die Spitze hat sich von ihr entfernt. Die unterste, 5 mm lange Partie der Wurzel ist noch immer so wenig gekrümmt, dass man das Vorhandensein der Krümmung nur durch Anlegen eines Lineals erkennen kann. Bei verletzten Erbsenwurzeln liegt dagegen das Maximum der Krümmung nur 3—4 mm von der Spitze entfernt. Am 14. October, 9 Uhr Vormittags, ist die Spitze der Wurzel seit der letzten Beobachtung um 5,5 mm weiter über das Holzstückchen in horizontaler Richtung hingeglitten. Dies ist nicht einfach durch Wachsthum der Wurzel bedingt, denn die Krümmung der oberen, nach unten gerichteten Partie hat sich bedeutend verringert, sie umfasst jetzt bei einem Krümmungsradius von 5 mm auf der concaven Seite einen Bogen von 105°. Der hinter der Spitze liegende Theil der Wurzel ist nahezu horizontal. Die Spitze selbst ist schräg abwärts gerichtet, so dass sie die Oberfläche des Holzstückchens unter einem Winkel von 50° berührt. Die Wurzel hat jetzt die von Sachs beschriebene und abgebildete Form[1] angenommen, die man immer an den Spitzen von horizontal über eine feste Unterlage hin wachsenden Wurzeln findet. Die Wurzel wurde noch bis zum 16. October beobachtet: immer war ihre Spitze seitlich der Unterlage fest angedrückt, ohne sich jemals von derselben wegzukrümmen. Temperatur 17,5—19° C. Die anfängliche Krümmung der älteren Partie der Wurzel war am 16. October fast völlig verschwunden.

Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen zwischen 10 und 20° C. ergaben immer dasselbe Resultat, nur traten die Erscheinungen bei niedrigeren Temperaturen langsamer ein.

Die von mir benutzten Holzstückchen hatten keine völlig glatte Oberfläche, dadurch vermehrten sie den Reibungswiderstand, den die Wurzelspitze beim Seitwärtsgleiten überwinden muss, wodurch die Krümmung der Wurzel bedeutend vermehrt wird. Bei einer anderen, gleichzeitig beobachteten Erbsenwurzel lag die am stärksten gekrümmte Stelle der Wurzel 5 mm über der Wurzelspitze. Oberhalb derselben war die Wurzel ebenfalls, aber in sehr flachem Bogen und nach entgegengesetzter Richtung gekrümmt, so dass die Wurzel also S-Form hatte, ein Fall, der bei senkrecht aufstoßenden Wurzeln ziemlich häufig ist. 16—17 mm oberhalb der Spitze wurde die Krümmung unmerklich.

---

1) l. c. pag. 447 ff.

Digitized by Google

Eine Erbsenwurzel war nicht völlig vertikal nach unten gewachsen, sie traf die horizontale Holzunterlage daher unter einem Winkel von 86°. Die Spitze begann sofort sich seitwärts zu schieben. Schon nach $3^1/_2$ Stunden war sie 3 mm von der Stelle entfernt, wo sie die Unterlage getroffen hatte, und bildete mit derselben einen Winkel von 40°. Das Maximum der Krümmung lag 4,5 mm oberhalb der Spitze. Die merklich gekrümmte Partie der Wurzel war 6 mm lang.

Obgleich, wie die oben beschriebene Durchbohrung von Stanniolblättern zeigt, und wie auch besonders bei senkrecht auftreffenden Wurzeln leicht aus den oft über die Grenze der wachsenden Zone hinaus sich erstreckenden Krümmungen zu sehen ist, die Wurzelspitze mit beträchtlichem Drucke sich der Unterlage anpresst, findet doch niemals ein Fortkrümmen derselben von der Unterlage statt. Darwin's eigene Versuche lassen erkennen, dass Wurzeln, die mit ihren Spitzen auf berusste, mehr oder minder gegen den Horizont geneigte Glasplatten aufstießen, 20 bis 40 mm weit, also Tage lang, den Glasplatten angedrückt, über dieselben hinwuchsen, ohne sich, wie die zurückgelassenen Spuren zeigen, von den Glasplatten fortzukrümmen. Man vergleiche bei Darwin die Figuren 18, 19, 21, 27 und 41 (p. 29, 30, 39 und 55). Es sind völlig zusammenhängende Linien von beträchtlicher Länge, von denen nur einzelne in Folge der von der Wurzelspitze ausgeführten Nutationen auf sehr kurze Strecken an einer Stelle unterbrochen sind (Fig. 19 *B* und *C*, 27 *A*, 41 *B*). Diese Unterbrechungen sind nur Bruchtheile von Millimetern lang, ein Beweis dafür, dass das Aufhören des Contactes zwischen Wurzelspitze und Glasplatte nur sehr kurze Zeit gedauert haben kann. Wäre wirklich eine Empfindlichkeit der Wurzelspitzen für Druck vorhanden, dann hätten auf den berussten Platten nicht zusammenhängende, sondern nur unterbrochene Linien entstehen können, denn es ist ja gerade das Charakteristische einer Reizbewegung, dass sie durch im Organismus vorhandene Spannkräfte bewirkt wird, deren Auslösung durch eine von außen auf ihn übertragene Bewegung stattfindet. Darum sind erstens der Impuls und die geleistete Arbeit incommensurabel, und zwar so, dass die in der Reizbewegung sich äußernde Energie unvergleichlich viel größer ist, als die Energie des Impulses, zweitens aber muss eine Reizbewegung auch dann noch fortdauern, wenn der sie auslösende Reiz aufgehört hat. Wurzelspitzen, die in ihrem Wachsthum gehemmt werden, krümmen sich aber nur dann, wenn der Druck, den sie auszuhalten haben, eine bestimmte, von der Steifheit der Wurzel abhängige Grenze überschreitet, und die Krümmung dauert nur so lange an, bis der sie bedingende Druck aufhört. Es ist also diese Krümmung der Wurzelspitze eine, durch den Druck und die damit zusammenhängende Dehnung der einen Seite und Compression der anderen bedingte Änderung des Wachsthums derselben,

Digitized by Google

was ja ohne Weiteres verständlich ist nach dem, was man über den Einfluss von Druck und Dehnung auf wachsende Pflanzentheile weiß.

Ferner sind die Reizbewegungen der Organismen doch immer Vorgänge, die für dieselben in irgend einer Weise nützlich sind. Hier hätten wir aber ein Beispiel von Reizbarkeit, die schädlich für die Pflanze wirken müsste. Denn eine in den Boden eindringende Wurzel muss Widerstände in demselben überwinden. Eine Wurzel, die aber schon durch Berührung veranlasst wird, sich wegzukrümmen, würde hierzu untauglich sein.

Vergleicht man die Zeit, die unter sonst gleichen Umständen und bei nahezu gleichem Wachsthum verschiedener Wurzeln vergeht, bis sie sich beim Aufstoßen auf einen Widerstand krümmen, so zeigt sich, dass sie nur von der Steifheit derselben abhängig ist. Die dünnen Spitzen von mehrere Centimeter langen Hauptwurzeln des Phaseolus multiflorus krümmen sich z. B. viel rascher, als diejenigen von Vicia Faba, von denen Darwin auf Grund seiner Versuche mit angeklebten Cartonstückchen behauptet[1]), dass sie viel empfindlicher für Druck sein sollen. Als eine Eichenhauptwurzel von 20 mm Länge in Erde auf ein um 45° gegen den Horizont geneigtes Glasplättchen aufstieß, glitt sie mit ihrer Spitze 1,5 mm weit über dasselbe abwärts, ohne dass irgendwo eine Krümmung bemerkbar wurde. Wenn ich die Wurzelspitzen auftreffen ließ auf glatte Glasplatten, oder mattgeschliffene oder solche, die mit feinen Sägespänen oder mit Glasstaub beklebt waren, immer trat, wie dies nach dem Obigen ja auch gar nicht anders zu erwarten war, die Krümmung der Wurzelspitze ganz in derselben Weise ein, wie bei der Anwendung von Holz- oder Korkstückchen, was doch nicht hätte der Fall sein können, wenn die Wurzeln durch die Berührung harter Gegenstände mehr als durch diejenige weicher gereizt würden.

Da bei den im Boden vorwärts dringenden Wurzelspitzen eine solche Reizbarkeit für Druck eben so wenig existirt, als bei solchen, die in feuchter Luft oder in Wasser wachsen, so müssen die von Darwin bei Bedeckung einer Seite der Wurzelspitze mit einem fest anhaftenden kleinen Gegenstande beobachteten, höchst merkwürdigen Krümmungserscheinungen in anderer Weise als durch einen Reiz, den die Berührung auf die Spitze ausübt, erklärt werden. Es war mir schon von vornherein unklar, wie man von Berührung der Wurzelspitze durch einen festen Körper reden kann, wenn ein Stückchen Carton oder Glas mit Gummiwasser, das in der feuchten Luft natürlich nicht eintrocknen konnte, an dieselbe angeklebt ist. Die Wurzelspitze berührt ja nur das Gummiwasser, nicht aber den Gegenstand, der überall durch das Gummiwasser von ihr getrennt ist. Wollte man also behaupten, dass die Wurzelspitze dennoch das Vorhandensein des Cartonblättchens fühlte und sich desshalb von demselben fort-

1) l. c. pag. 164.

Digitized by Google

krümmte, so müsste man annehmen, dieselbe sei mit einer Art Tastsinn begabt, der nicht bloß bei direkter Berührung, sondern auch auf geringe Entfernungen hin wirkt. Darwin scheint in der That Ähnliches anzunehmen. Wie hätte er sonst die Gegenstände, die er an die Wurzelspitze befestigen wollte, mit dicker Schellacklösung, die sich in kurzer Zeit durch Verdunsten des Alkohols in einen festen Körper verwandelt, daran festkleben können. Wusste er doch aus seinen eigenen Versuchen (p. 147), dass selbst ein sehr dünner Schellacküberzug, an einer Seite der conischen Wurzelspitze angebracht, dieselbe veranlasst, sich von dieser Seite fortzukrümmen. Und doch klebte er auf entgegengesetzte Seiten von Fabawurzeln mit Schellacklösung je ein Stück Carton und ein Stück dünnes Papier, und als die Wurzeln dann auf der Seite convex wurden, wo das Cartonstückchen befestigt war, schließt er[1]: »These experiments suffice to prove that the apex of the radicle possesses the extraordinary power of discriminating between thin card and very thin paper, and is deflected from the side pressed by the more resisting or harder substance«. Also durch die harte Schellackkruste hindurch sollen die Wurzeln im Stande sein, zu fühlen, ob hinter derselben Carton oder dünnes Papier sich befindet! Ja noch mehr. An die Spitze einer Fabawurzel wurde ein Stückchen Goldschlägerhaut gelegt, darüber eine Schicht Schellack und dann noch ein viereckiges Cartonstückchen.[2] Dass die Wurzelspitze auch das Vorhandensein des letzteren noch fühlen sollte, scheint doch nicht gerade wahrscheinlich.

Wie übrigens durch einen, an einer vertikal abwärts hängenden Wurzelspitze befestigten Gegenstand ein Druck auf dieselbe ausgeübt werden soll (p. 149: »prolonged, trough very slight, pressure«), ist mir unerfindlich. Darum kann ich auch nicht einsehen, welchen Nutzen es gewährt, zu bestimmen, welche Gewichtsmenge Schellack, in Lösung an die Wurzelspitze gebracht und dann dort zu einer harten Kruste eingetrocknet, noch eine Krümmung derselben hervorruft.[3]

Die Anwendung von Klebstoffen zur Befestigung der Cartonstückchen u. s. w. bringt überhaupt große Übelstände mit sich. Wendet man dickflüssige, alkoholisirte Schellacklösung an, so ist eine schädigende Wirkung des Alkohols auf die Wurzelspitze nicht ausgeschlossen. Noch bedenklicher ist die Benutzung von Asphaltlack oder Canadabalsam, womit Darwin an den Spitzen der in Wasser tauchenden Keimwurzeln von Gossypium herbaceum Stückchen Glas oder Carton befestigte.[4] Es ist bei der Giftigkeit des in diesen Klebemitteln enthaltenen Terpentins[5] durchaus nicht zu

1) l. c. pag. 149. 2) pag. 137, Versuch 11.
3) l. c. pag. 147. 4) l. c. pag. 168.
5) Die schädliche Wirkung der Terpentindämpfe zeigt sich deutlich, wenn man ein mit Terpentin begossenes Blatt Fließpapier unter eine Glasglocke legt, unter der sich lebende, abgeschnittene Pflanzentheile, z. B. Blüthen, befinden. Schon nach 2 Stunden

Digitized by Google

verwundern, wenn »the radicles did not keep healthy for long time«. Daher ist immerhin der Verdacht nicht ausgeschlossen, dass eine locale Schädigung durch das Terpentinöl schon wenige Stunden nach Anwendung des Lackes oder des Balsams stattgefunden hat. Selbst dickes Gummiwasser ist nicht ohne Wirkung auf die Wurzelspitzen, wie das ja auch kaum anders zu erwarten war, nachdem von Wilson (Unters. d. bot. Inst. zu Tübingen, Heft 1, p. 3) nachgewiesen ist, dass ein Tropfen Gummilösung selbst durch die stark cuticularisirte Haut der Epidermiszellen auf der Blattoberseite von Buxus sempervirens, Ilex und Ficus elastica hindurch Wasser den unterliegenden Geweben entzieht. Dem entsprechend fand ich auch, dass einige Fabawurzeln, deren Spitzen seitwärts[1]) mit dickflüssigem Gummiwasser betupft waren, nach 10 Stunden sich deutlich von der benetzten Seite fortgekrümmt hatten. Wenn also Darwin sagt: »thick gum-water by itself induces no action« (p. 133), ist dies dahin zu berichtigen, dass Gummilösung eine geringe, kaum bemerkbare Krümmung hervorruft. Ich habe daher bei meinen Versuchen die Anwendung von Klebstoffen ganz vermieden, indem ich ungeheuer dünne Glasblättchen anwandte, die wegen ihrer Biegsamkeit den Wurzelspitzen sich gut anschmiegen und ohne Klebemittel Tage lang an denselben haften bleiben. Diese Glasblättchen stellte ich mir her, indem ich die zugeschmolzene Spitze einer Glasröhre von 1—2 mm Durchmesser über einer Gebläselampe bis zum Schmelzen erhitzte und sie dann zu einem so dünnen Ballon aufblies, dass dessen Wände im auffallenden Lichte ein lebhaftes Farbenspiel zeigten. Nur solche Stückchen, die dieses Irisiren in hohem Grade besitzen, sind dünn genug, um für unsere Versuche dienen zu können.

Da Wurzeln nach längerem Verweilen in feuchter Luft immer mehr oder weniger welk sind (man vergleiche die Versuche von Sachs über diesen Gegenstand l. c. p. 409 und 410), konnte ich mich nicht entschließen, meine Pflanzen in feuchter Luft sich entwickeln zu lassen, bis die Wurzeln die gewünschte Lage hatten, wie Darwin dies bei seinen Versuchen mit Vicia Faba that. Er weichte Samen 24 Stunden lang in Wasser ein und befestigte sie dann, die Mikropyle unten, in Recipienten, wie die

---

sind dieselben schlaff und durchscheinend geworden. Sie sehen aus wie erfroren. Ebenso wirken Nelkenöl und Zimmtöl. Das letztere bewirkte, in der oben angegebenen Weise angewandt, schon nach 35 Minuten ein Aufhören der Protoplasmaströmung in den Filamenthaaren von Tradescantia virginica. Nach $1^1/_2$ Stunde war das Protoplasma aller Fäden getödtet. Ein Streifen Jodkaliumstärkepapier hatte sich in der mit Zimmtöldampf gesättigten Luft während dieser Zeitdauer stark gebläut, wie ein völlig gleicher Streifen unter einer daneben stehenden Glocke, die neben den Tradescantiablüthen feuchten Phosphor enthielt. Hier war die Plasmaströmung in den Filamenthaaren auch noch nach 3 Stunden völlig normal. Die giftige Wirkung ätherischer Öle beruht also nicht auf der Ozonbildung durch dieselben.

1) Die verschiedenen Seiten der Papilionaceenwurzeln bezeichne ich nach Sachs l. c. pag. 402.

Digitized by Google

von Sachs benutzten, die halb mit Wasser gefüllt waren und deren Wände und Deckel feucht gehalten wurden. Dass unter solchen Verhältnissen die Wurzeln kränkelten, ist leicht verständlich, und so kommt es wohl, dass Darwin Wurzeln von nur 4 cm Länge ($1^1/_2$ engl. Zoll) als »oldish and therefore less sensitive« bezeichnete (p. 152). Eben so sagt er p. 530: »nine radicles (which were rather too old for they had grown to a length of from 3 to 5 cm)«. Stehen doch unter normalen Bedingungen wachsende Fabawurzeln, wenn sie diese Länge erreicht haben, gerade auf der Höhe ihrer Entwickelung. Ich ließ die 24 Stunden lang eingeweichten Samen immer in feuchten Sägespänen keimen, bis die Wurzeln eine Länge von 3—4 cm hatten (Darwin verwandte die Wurzeln von Vicia Faba bisweilen schon bei einer Länge von 4 mm und weniger). Ehe sie zu den Versuchen benutzt wurden, ließ ich sie dann noch gewöhnlich eine halbe Stunde lang in reinem Brunnenwasser liegen. Krumme Wurzeln waren selbstverständlich von den Versuchen ausgeschlossen. Etwa denselben noch anhängende Sägespäne wurden durch Abspülen entfernt, dann wurde die Wurzelspitze mit einem weichen Leinwandläppchen sorgfältig abgetrocknet und an dieselbe ein kleines Stückchen von dem oben erwähnten dünnen Glase behutsam mit einem Bausch Watte angedrückt, worauf sie in derselben Weise, wie bei Darwin's Versuchen, in einem Recipienten vertikal über Wasser befestigt wurden. Der Recipient wurde dann völlig verdunkelt. Schon nach 8—10 Stunden war in den meisten Fällen eine Krümmung der Wurzeln bemerkbar, die dann oft noch bis zum nächsten Tage zunahm. Die Convexität der Krümmung lag ausnahmslos auf der von dem Glasblättchen bedeckten Seite. Dass diese überaus merkwürdige Erscheinung nicht durch die Verhinderung der Transpiration und somit durch höhere Turgescenz der Zellen der convex werdenden Seite hervorgerufen ist, zeigt folgender Versuch: 7 in der oben angegebenen Weise hergerichtete Eichenwurzeln ließ ich mit den Spitzen in Wasser eintauchen. Von 4 Wurzeln fielen im Laufe des Tages die Glasblättchen ab, sie blieben daher auch gerade. Die übrigen 8 krümmten sich in durchaus normaler Weise, die eine so sehr, dass ihre Spitze am zweiten Tage senkrecht nach oben gerichtet war. Es ist somit nur noch die Möglichkeit vorhanden, dass der Abschluss des atmosphärischen Sauerstoffs von der einen Seite der Wurzelspitze und eine dadurch hervorgerufene, mehr oder weniger weit gehende Schädigung derselben die Ursache der Krümmung ist. Hiervon überzeugt man sich leicht durch mikroskopische Untersuchung von Wurzelspitzen, die mehrere Tage lang einseitig mit Glasblättchen bedeckt waren. So fand ich, als ein Glasblättchen der Spitze einer Erbsenwurzel in Luft 2 Tage lang angelegen hatte, unterhalb desselben alles Gewebe bis an den Pleromcylinder zerstört, die Zellen waren geschrumpft und lösten sich beim Schneiden von den tieferen, gesund gebliebenen Geweben ab.

Dickere Glasstückchen, z. B. Deckglassplitter, haften auch der Wurzel-

Digitized by Google

spitze Tage lang an, bringen aber, da sie dieselbe nur in wenigen Punkten berühren, keine Krümmung hervor. Dagegen rufen kleine Goldschaumblättchen, die man ohne Klebemittel an die eine Seite der Wurzelspitze andrückt, eine sehr starke Krümmung hervor. Doch handelt es sich hier offenbar, eben so wie bei manchen Experimenten Darwin's, nicht bloß um eine Schädigung der Wurzelspitze durch Luftabschluss, sondern daneben findet auch eine Verletzung durch aufgenommene giftige Stoffe statt. Das von mir benutzte Schaumgold war nämlich kupferhaltig und die Schwärzung der Wurzelspitze unterhalb des Goldschaumblättchens (Beobachtungen an Fabawurzeln) ließ ein Eindringen des Kupfers in dieselbe vermuthen.

Da bei Anwendung von Glasblättchen eine Krümmung der Wurzelspitzen schon dann eingetreten ist, wenn mikroskopisch noch keine Veränderung in den Zellen der Wurzelhaube unterhalb des Glasblättchens sich nachweisen lässt, folgt daraus, dass auch eine Schädigung derselben durch Luftmangel schon die beschriebenen Krümmungen bedingt.

Eben so ruft ein Tropfen Schellacklösung, an der Spitze der Wurzel seitlich angebracht, immer eine Beschädigung derselben hervor, die zwar nach 24 Stunden bei Eichenwurzeln noch nicht sichtbar war, obgleich alle sich deutlich gekrümmt hatten. Als ich dagegen die mikroskopische Untersuchung 3 Tage nach Anbringung des Schellacktropfens (Temperatur schwankend um 15°) vornahm, fand ich nicht bloß die Zellen der Haube und des Dermatogens, sondern auch eine mehr oder minder große Schicht von dem Periblem angehörenden Zellen unter dem Schellack getödtet. Das Protoplasma hatte sich gebräunt und war trübe geworden. Eine von den untersuchten Wurzeln war ringsum mit Schellack überzogen, aber auf der einen Seite war die Schellackschicht dicker. Hier war auch die Verletzung der Wurzel am bedeutendsten und die sich krümmende Wurzel war auf dieser Seite convex geworden (Darwin's »Unterscheidungsvermögen für verschieden harte Körper«!). Übrigens beschreibt Darwin selbst eine Thatsache, die eine Schädigung der Spitze durch den Schellack beweist, und die ich auch bei Bedeckung der einen Seite der Wurzelspitze mit dünnen Glasblättchen bemerkte. Es krümmt sich nämlich die Wurzelspitze oft schon nach 24 Stunden, nicht selten aber auch erst nach längerer Zeit, so weit sie von Glas oder Schellack bedeckt ist, in entgegengesetzter Richtung, als die obere Partie der Wurzel, so dass also die bedeckte Seite der Wurzel hier concav wird. Diese Erscheinung, die man auch bei anderen einseitigen Verletzungen der Wurzelspitze beobachten kann, hat darin ihren Grund, dass die beschädigte Seite der Wurzel mehr als die ihr gegenüber liegende in ihrem Wachsthum gestört wird. Es ist das also ganz dieselbe Erscheinung, die auch an den älteren Theilen der Wurzel beobachtet werden kann, wenn man 3—4 mm oberhalb der Wurzelspitze auf einer kleinen Strecke einseitig den Zutritt der Luft zur Wurzel verhindert, oder

Digitized by Google

wenn man hier die Zellen der einen Seite mit Höllensteinlösung vergiftet. Die hierdurch hervorgerufenen Krümmungen betrachtet Darwin [1], als völlig analog den von Sachs beschriebenen Erscheinungen [2], die man beobachtet, wenn die wachsende Region einer Wurzel seitlich einem festen Körper anliegt, was zum mindesten sehr gewagt erscheinen muss. Dass eine so lange Zeit vergeht, bis eine verletzte Wurzelspitze concav wird, ist eine Folge ihres langsamen Wachsthums und ihrer geringen Biegsamkeit.

Eben so wie Wurzelspitzen auf der verletzten Seite convex werden, wenn man sie einseitig mit Höllenstein ätzt, kann man auch dieselbe Krümmung durch Ätzung mit anderen giftigen Stoffen, z. B. Kupfervitriol oder Ätzkali, hervorrufen. Doch haben diese Versuche das Missliche, dass man nie genau weiß, wie weit das Gift in die Wurzel eingedrungen ist, und dass zweitens die Wirkung des Giftes keine momentane ist; daher eignen sich kleine Schnittwunden, und wenn man eine Zerstörung größerer Gewebepartien wünscht, Brandwunden viel besser zum Studium der durch Verletzungen hervorgerufenen Krümmungen. Die letzteren wurden dadurch hervorgerufen, dass ich mit dem Ende eines dunkelroth glühenden, dünnen Glasstabes die Wurzelspitze einen Moment berührte. Sowohl die Annäherung als die Entfernung des Glasstabes muss sehr rasch geschehen. Dadurch, dass man den Glasstab fester oder weniger fest an die Wurzelspitze andrückt, hat man es in seiner Gewalt, größere oder kleinere Wunden hervorzubringen. Um immer über die Natur der eintretenden Krümmung im Klaren zu sein, wurde vorher auf der Seite, die verletzt werden sollte, an der älteren Partie der Wurzel mit chinesischer Tusche eine feine Linie parallel der Achse der Wurzel gezogen. Dieser Methode, eine größere Partie der Wurzeloberfläche zu zerstören, gebe ich vor der von Darwin angewandten (Entfernung einer größeren Gewebelamelle durch einen tangentialen Längsschnitt) den Vorzug, weil es leichter ist, so das Gewebe einer bestimmten, vorher genau markirten Seite der Wurzelspitze zu zerstören (bei den Papilionaceen immer einer der Flanken der Wurzel), ohne dabei andere Theile der Wurzel zu verletzen, und weil ferner, wie vergleichende Versuche zeigten, das Wachsthum der Wurzelspitze viel weniger durch eine Brandwunde, als durch eine Schnittwunde gleicher Ausdehnung gestört wurde. Da die Krümmungen in völlig gleicher Weise eintreten an Wurzeln, die sich in Erde, in feuchter Luft oder in Wasser befinden, ließ ich die für den Versuch hergerichteten Wurzeln meist in Wasser eintauchen.

Trifft die seitliche Brandwunde die Wurzelspitze neben dem Vegetationspunkte oder nur wenig oberhalb desselben, so werden die verletzten Wurzeln ausnahmslos auf der Seite der Wunde convex. Aufgetragene Tuschmarken, deren gegenseitiger Abstand bei Beginn des Versuches 2 mm

1) l. c. pag. 155 ff. 2) l. c. pag. 437 und 438.

Digitized by Google

betrug, und von denen die unterste neben der Spitze des Vegetationspunktes lag, so dass ein durch sie hindurch gelegter Querschnitt diese Spitze getroffen hätte, ließen mich erkennen, dass die Krümmung der Wurzel an ihrer Spitze beginnt und von dort aus nach oben hin fortschreitet. Bei günstiger Temperatur (19°—26° C.) fand ich die unterste, 2 mm lange Zone der Hauptwurzeln von Phaseolus multiflorus, die sich wegen ihrer Biegsamkeit gleich den Erbsenwurzeln gut zu derartigen Versuchen eignen, nach einer Stunde deutlich gekrümmt. Nach und nach krümmen sich nun auch die höher gelegenen Partien der Wurzel, und nach 3 Stunden erstreckt die Krümmung sich über 2 (Erbsenwurzeln) oder höchstens 3 Zonen (Phaseolus vulgaris). Dann ist die Ausbreitung der Krümmung nach oben hin beendigt. Nur ausnahmsweise dauert sie bei dieser Temperatur noch kurze Zeit länger an. Die gekrümmte Partie ist also gewöhnlich weniger als 4, im Maximum aber 6 mm lang. Die am stärksten gekrümmte Partie liegt immer in der zweiten Zone, ist also 2 bis 4 mm von der Spitze entfernt, und hier fand, wie aus dem Auseinanderrücken der Marken ersichtlich, bei den beobachteten Wurzeln auch das stärkste Wachsthum statt. Wenn man 8—9 Stunden nach der Verletzung die Länge der gekrümmten Partie der Wurzel misst, ist es klar, dass man dieselbe, da ja die Wurzel inzwischen gewachsen ist, zu lang finden muss. Darwin sagt über die Länge der gekrümmten Partie bei Phaseolus multiflorus (pag. 165): »the curvature from the slightly cauterised side of the tip extended along the radicle for a length of nearly 10 mm«, was also nicht so zu verstehen ist, als krümmte sich nach der Verletzung ein Stück der Wurzel von dieser Länge. In den nächsten Stunden vermehrt sich dann noch die Krümmung der gekrümmten Partien beträchtlich, um dann nach längerer oder kürzerer Zeit sich wieder abzuflachen und fast völlig zu verschwinden. Nur die oberen, inzwischen ausgewachsenen Zonen der Wurzel bleiben schwach gekrümmt. Die meist schon vor dem Ablauf von 24 Stunden eintretende Einkrümmung der Spitze, an deren concaver Seite die Wunde liegt und die immer nur ein sehr kurzes Stück der Wurzel umfasst, wurde bereits oben besprochen.

Sind zwei gegenüberliegende Seiten einer Wurzel verletzt, so wird bei der eintretenden Krümmung immer diejenige Seite der Wurzelspitze convex, deren Wunde eine größere Ausdehnung hat. Ist nur eine Seite verwundet, so tritt, so lange die Wunde sich allein auf den Vegetationspunkt und die unmittelbar angrenzenden Gewebe beschränkt, immer dieselbe Krümmung ein, die Wurzel wird immer auf der verletzten Seite convex, die Ausdehnung der Wunde möge sein, welche sie wolle. Die Art der Krümmung bleibt immer dieselbe, sei es, dass nur die Wurzelhaube verletzt wurde, oder dass ein mehr oder minder großer Theil des Vegetationspunktes zerstört wurde. Es kann also die Ursache der Krümmung nur die Verletzung der Wurzelhaube sein. Dadurch,

Digitized by Google

dass diese Krümmung auch dann in völlig normaler Weise eintritt, wenn die ganze conische Wurzelspitze durch die glühende Glasstange zerstört ist, bis auf die Wurzelhaube der gegenüberliegenden Seite und wenige derselben unmittelbar anliegende Zellschichten, sind alle anderen Erklärungsversuche dieser Erscheinungen ausgeschlossen, am gründlichsten und vollständigsten aber wohl der von Darwin gewählte, denn wie kann von einer Reizung der Wurzelspitze noch die Rede sein, wenn überhaupt gar keine Wurzelspitze mehr vorhanden ist.

Bekanntlich umschließt die Wurzelhaube eine ziemlich lange Strecke der Wurzelspitze, bei einer kräftigen Fabawurzel z. B. fand ich sie 5,5 mm weit in festem Zusammenhang mit dem unterliegenden Gewebe. Zwischen der Wurzelhaube und dem inneren Gewebe besteht eine ziemlich bedeutende Gewebespannung, der Art, dass diese Gewebe in ihrem Ausdehnungsbestreben durch die Wurzelhaube gehemmt werden, die Wurzelhaube selbst also durch dieselben gedehnt ist. Dass eine solche Gewebespannung vorhanden ist, darauf weist schon die große Steifheit der Wurzelspitzen hin. Die geringe Dehnbarkeit der Wurzelhaube macht es erklärlich, warum nur ein geringes, kaum merkbares Auseinanderklaffen der beiden Hälften stattfindet, wenn man die Spitze einer dicken, in Wasser liegenden Wurzel durch einen medianen Längsschnitt spaltet. Wird ein Theil der Wurzel auf einer Seite getödtet oder stark beschädigt, so setzt derselbe der Ausdehnung der inneren Gewebe nur noch einen geringen Widerstand entgegen, und es ist klar, dass diese einseitige Verminderung der Gewebespannung auf der ganzen, von der Wurzelhaube eingeschlossenen Partie und selbst noch ein Stückchen oberhalb derselben ein vermehrtes Längenwachsthum zur Folge hat.

Wenn diese Erklärung richtig ist, müssen auch Verletzungen, angebracht an einer Stelle, die oberhalb der Wurzelspitze liegt, doch noch von der Wurzelhaube bedeckt ist, dieselben Krümmungen hervorbringen. Zahlreiche Versuche, die ich in dieser Richtung anstellte, haben diese Vermuthung durchaus bestätigt. Nur ist, weil die Wurzelhaube nach oben hin immer dünner wird, die Krümmung um so geringer, je weiter entfernt von der Spitze die Wunde ist. Da ferner, wie durch Sachs nachgewiesen [1]), in der wachsenden Region der Wurzel oberhalb des Vegetationspunktes der axile Strang durch die Rinde gedehnt ist, also eine Verletzung, die sich auch mit auf die Rindenzellen erstreckt, eine Krümmung der Wurzel hervorrufen muss, wobei die verletzte Seite concav wird, ist es erklärlich, dass es mir nicht gelang, durch Brandwunden, die weiter als 1—1,5 mm entfernt von der Wurzelspitze angebracht wurden, eine Krümmung, auf deren Convexität die Wunde lag, hervorzubringen. Dies gelang aber sehr leicht durch feine Quereinschnitte. Zunächst wurden auf den Wurzeln in

1) l. c. pag. 434 ff.

Digitized by Google

der bekannten Weise[1]) 2 Marken mit Tusche angebracht, ein Querstrich, um die Entfernung von der Spitze zu markiren, in der die Wunde angebracht werden sollte, und ein Längsstrich auf den älteren Theilen der Wurzel, um die verletzte Seite zu merken. Dann wurde, während die Wurzel noch in ihrer festen Lage auf der Korkplatte blieb, mit einem sehr scharfen Rasirmesser der feine Einschnitt gemacht, worauf die Pflanzen in den Recipienten vertikal befestigt wurden, die Wurzeln eintauchend in Wasser. Selbst wenn die Wunde 5 mm von der Spitze entfernt war, trat bei kräftigen Fabawurzeln oft noch eine Krümmung, hervorgerufen durch vermehrtes Wachsthum der verletzten Seite, ein, und zwar lag auch hier das Maximum der Krümmung dort, wo die Wurzel am meisten sich verlängert hatte, und war also vorwiegend eine unter der Wunde liegende Partie gekrümmt, manchmal sogar diese allein. Deutlicher sind die Wirkungen, wenn die Wunde etwas näher der Spitze liegt. So wurde in zwei Eichenwurzeln 2 mm oberhalb der Spitze ein Quereinschnitt gemacht (15. November, 9 Uhr Vormittags, Temperatur 15° C.). Nach 4 Stunden waren alle Wurzeln auf der verletzten Seite convex. Die Krümmungen waren nicht sehr bedeutend, die Wurzelspitze bildete mit der älteren ungekrümmten Partie Winkel von 10—15°. Um 9 Uhr Nachmittags, an demselben Tage, also 12 Stunden nach der Verletzung, hatte sich bei allen Wurzeln, in unmittelbarer Nähe der Wunde, eine geringe Einbiegung gebildet, an deren tiefster Stelle die Wunde lag. Die Krümmung der Spitze war nur bei einer Wurzel vermehrt, bei den beiden anderen fast völlig wieder verschwunden.

Auch bei anderen Pflanzentheilen, bei denen eine äußere Hautschicht durch das innere Gewebe während des Wachsthums gedehnt ist, kann man durch Verletzungen dieselbe Erscheinung hervorrufen. Entfernt man von Allium Cepa die äußeren ausgewachsenen Blätter, und macht man nun in die kräftig wachsende Basis eines der inneren Blätter mit einem Rasirmesser mehrere parallele, dicht neben einander liegende Quereinschnitte, die sämmtlich so flach sind, dass sie nur die Epidermis und die unmittelbar darunter liegenden Zellschichten verletzen, so findet man nach einigen (8—12) Stunden, dass das Blatt auf der verletzten Seite convex geworden ist. 24 Stunden nach Beginn des Versuches ist das Blatt gewöhnlich schon wieder ganz gerade geworden. Natürlich muss man die Versuchspflanze in einem dunkeln Raume halten, nicht bloß während des Versuches, sondern auch schon mehrere Tage vorher, um möglichst gerade Blätter zu erzielen.

---

1) Vergl. Sachs l. c. pag. 391.

Digitized by Google

II. Die Wirkung der Schwere auf die Wurzelspitze und die dadurch bedingte geotropische Krümmung der wachsenden Region der Wurzel.

Für die Schwere soll nach Darwin (Kap. XI, pag. 523 ff.) die Wurzelspitze allein empfindlich sein und die Krümmungen der ganzen wachsenden Region der Wurzel sollen erst durch Vermittelung der Spitze zu Stande kommen. Diese Ansicht stützt sich auf Experimente, deren Beweiskraft womöglich noch geringer ist, als diejenige der oben erwähnten Versuche. Er zerstörte das Gewebe der Wurzelspitzen durch Höllenstein oder entfernte sie durch Abschneiden, und wenn die Wurzeln dann in feuchter, lockerer Torferde oder in feuchter Luft in horizontaler Lage der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt waren, fand er, dass in den meisten Fällen keine geotropische Krümmung eintrat. Bei einem Versuche wurden die Wurzeln sogar wagerecht in Berührung mit einer Wasseroberfläche befestigt, so dass nur ihre untere Seite vom Wasser benetzt war[1], was bei gesunden Wurzeln zu einer Krümmung sämmtlicher Spitzen nach oben hätte führen müssen.[2] Bei Darwin krümmte sich von 5 Wurzeln nur eine in dieser Weise. Höllenstein ist ferner eines der unbrauchbarsten Mittel, um einen Pflanzentheil zu zerstören. Das Argument Darwin's, dass eine seitliche Ätzung mit Höllenstein die Krümmungsfähigkeit der Wurzel nicht aufheben kann, da ja eine seitliche Ätzung als Ursache einer sehr energischen Krümmung erkannt wurde[3], ist nicht zutreffend, denn die Wirkung des Höllensteins ist je nach der Quantität, die auf die Wurzelspitze gebracht wurde, verschieden. Auch sind die von Darwin benutzten Pflanzen aus irgend einem Grunde, vielleicht weil sie unter ungünstigen Verhältnissen keimten, krank gewesen. Dies beweist das Fehlen von Nutationen nach Amputation der Spitze, die bei Sachs' Versuchen auftraten, nicht, weil er, wie Darwin meint, die Wurzelspitzen schräg abschnitt, sondern weil er mit gesunden Wurzeln experimentirte. Obgleich ich mir Mühe gab, die Spitzen der Wurzeln durch einen möglichst genauen Querschnitt abzutrennen, machten meine Wurzeln doch, besonders bei günstiger Temperatur, Nutationen nach allen Richtungen. Nur bei niedrigen Temperaturen (um 10°) fielen dieselben nicht sehr bedeutend aus.

Da horizontal gelegte, gekappte Wurzeln sich weit öfter nach unten, als nach anderen Richtungen krümmen, ist damit bewiesen, dass sie noch geotropisch sind, dass also die Gravitation nicht bloß auf die Wurzelspitzen, sondern auch auf die ganze sich krümmende Region der Wurzel einwirkt. Dass die Krümmung unter diesen Umständen geringer ist, als wenn die Wurzel intact gewesen wäre, ist für die Beantwortung der vorliegenden Frage gleichgültig.

---

1) l. c. pag. 524. 2) Sachs, l. c. pag. 397 ff. 3) l. c. pag. 530.

Digitized by Google

Von 12 Eichenhauptwurzeln (Länge: 2—4 cm), wurden die Spitzen in einer Länge von 2 mm abgeschnitten. Dann wurden sie alle wagerecht in feuchte, lockere Erde gelegt — die Oberseite war durch einen Tuschstrich markirt — und 1,5—2 cm hoch mit Erde bedeckt. Nach 24 Stunden war nur eine völlig gerade geblieben: es war die jüngste und kürzeste. Alle anderen waren, wenn auch schwach, doch deutlich gekrümmt. (Temperatur: 12,5—14° C.) Nur bei einer war die Krümmung sehr bedeutend und diese hatte sich nach unten gekrümmt. Von den 11 gekrümmten Wurzeln bogen sich: 6 nach unten, 4 seitwärts, 1 nach oben. Hätten die Wurzeln gleichmäßig nach allen Richtungen nutirt, dann hätten doch eben so viel Wurzeln sich nach oben als nach unten krümmen müssen.

Den eben beschriebenen Fall wählte ich desshalb als Beispiel aus meinen Versuchen aus, weil Darwin meist bei derselben niedrigen Temperatur experimentirte und es mir darauf ankam, festzustellen, dass auch unter diesen Verhältnissen die Krümmungen der Wurzeln in derselben Weise vor sich gehen, wie Sachs dies für höhere Temperaturen beschrieben hat. [1])

III. Krümmungen der Wurzeln, hervorgerufen durch ungleichen Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung.

Um zu erfahren, ob eine Reizbarkeit der Wurzelspitze allein die Ursache der eigenthümlichen Krümmungen ist, die eintreten, wenn Wurzelspitzen in einem nicht allseitig gleich feuchten Medium wachsen [1]; ließ Darwin Samen von Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Avena sativa und Triticum vulgare in gegen den Horizont geneigten Sieben, angefüllt mit feuchten Sägespänen, keimen, und wenn die Wurzelspitzen aus dem Boden derselben heraustraten, wurden sie entweder auf eine Länge von 1,5—2 mm mit einer dicken Schmiere aus Baumöl und Lampenruss bedeckt, oder ihre Spitzen wurden durch Ätzung mit Höllenstein getödtet. Die erstere Methode hatte nicht etwa den Zweck, die Wurzelspitzen krank zu machen, sondern sie sollte dazu dienen, die Feuchtigkeit von denselben abzuhalten. Als nun trotz dieser Behandlung eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Wurzeln sich dennoch gegen den feuchten Boden des Siebes krümmte, folgert Darwin daraus nicht, dass dies eine Wirkung auf die oberen Partien der Wurzeln ist, die ihre Reactionsfähigkeit noch nicht völlig eingebüßt haben, sondern er vermuthet, dass in dem einen Falle ungenügende Abhaltung der Feuchtigkeit, im andern unvollkommene Zerstörung der Wurzelspitze die Ursache dieses Ausfalls war.

---

1) l. c. pag. 432.

2) Cf. Sachs, Über Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper. Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. I, pag. 209ff.

Digitized by Google

Versuche, wie die von Darwin angestellten, können wegen der leicht ersichtlichen Fehlerquellen zu keinem bestimmten Resultate führen. Dagegen zeigten mir nach anderer Methode angestellte Experimente, dass der ganze wachsende Theil der Wurzel, nicht bloß die Spitze, durch ungleichen Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft veranlasst wird, sich dorthin zu krümmen, wo die Luft feuchter ist.

Von mehreren in gleicher Weise angestellten Versuchen, die alle dasselbe Resultat ergaben, sei folgender hier beschrieben: 6 Keimpflanzen von Pisum sativum waren in Sägespänen cultivirt, bis ihre völlig geraden Wurzeln 4—10 cm lang waren. Von diesen wurde eine Spitze von genau 2 mm Länge abgeschnitten. Dann wurden die Cotyledonen und Wurzeln mit nasser Watte 2 mm dick umwickelt — nur die unteren Enden der Wurzeln wurden 3—4 mm weit frei gelassen — und dann mit Nadeln parallel den nassen Seiten eines Torfziegels befestigt, den ich vor dem Versuche (natürlich noch in trockenem Zustande) mit einer Holzraspel geglättet hatte. Die Cotyledonen wurden zwecks der Befestigung mit einer Nadel durchbohrt, die Wurzeln wurden durch paarweis einander gegenüber stehende, der Watte leicht anliegende, bisweilen auch durch kreuzweis gesteckte Nadeln so fest gehalten, dass ihr unteres, vertikal abwärts gerichtetes Ende 2 mm weit von der nassen Oberfläche entfernt war. Der Torfziegel wurde in eine völlig dunkle Kammer gestellt, in der die Temperatur während des Versuches fast constant gleich 10° C., die psychrometrische Differenz, 1 dm von dem Torfziegel entfernt, 1° C. war. Torf und Pflanzen wurden jeden Tag zweimal mit Hülfe einer Spritzflasche begossen, was vollständig genügt, um die Pflanzen viele Tage lang in einem gesunden Zustande zu erhalten. Schon nach 24 Stunden hatten sich 4 Wurzeln gegen den Torfziegel gekrümmt. Drei, deren Krümmungsebene genau senkrecht auf der nassen Oberfläche stand, lagen derselben mit ihrem unteren Ende fest an, während das untere Ende der vierten, die zugleich eine unbedeutende seitliche Krümmung gemacht hatte, sich um 1 mm dem Torfstück genähert hatte. Die seitliche Krümmung dieser Wurzel glich sich immer mehr aus, während sie sich dem Torfziegel näherte, dessen Oberfläche in 44 Stunden nach Beginn des Versuches sie erreichte. Nur von 2 Wurzeln hatten sich die unteren Enden unter gleichzeitiger seitlicher Krümmung bei Beginn des Versuches etwas von der nassen Oberfläche entfernt, doch verminderte sich ihre Krümmung schon im Laufe des zweiten Tages.

Wismar, Anfang December 1881.

Digitized by Google

XXV.

Zur Entwickelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren.

Von

D. H. Scott.

(Dissertation vom Jahre 1881.)

Schon im Jahre 1812 hatte der jüngere Moldenhawer[1]) die Entstehung der Milchsaftgefäße aus Zellen an einigen Beispielen erkannt. Freilich wurden diese Organe damals noch nicht von den anderen Elementen der Rinde scharf unterschieden; vielmehr fasste man sowohl Milchsaftgefäße, als Siebröhren und den Weichbast überhaupt, unter dem gemeinschaftlichen Namen »Eigenthümliche Gefäße (Vasa propria)« zusammen.

Von den eigentlichen Milchsaftgefäßen untersuchte Moldenhawer diejenigen von Musa und Chelidonium, wobei er fand, dass sie aus Schläuchen zusammengesetzt sind, die sich in einander öffnen. Unrichtig dehnte er diese Angaben auch auf die Milchzellen von Asclepias fruticosa aus. Bei dem damaligen Stande der phytotomischen Forschung konnte natürlich von einer durchgehenden entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung gar nicht die Rede sein. Das Auffallende besteht nur darin, dass Moldenhawer der Wahrheit so nahe gekommen ist.

Unter den neueren Phytotomen behauptete Unger im Jahre 1840 die Entstehung der Milchsaftgefäße durch Zellfusion. Leider aber wählte er als Beispiel Ficus benghalensis, bei welchem die Milchröhren bekanntlich ungegliedert sind. Da also die Unger'sche Ansicht damals und auch noch viel später nicht auf zuverlässigen Untersuchungen beruhte, ist es nicht überraschend, dass eine andere und zwar ganz unbegründete Theorie längere Zeit von vielen Botanikern angenommen wurde. Diese Ansicht, nach welcher die Milchgefäße nichts als Intercellularräume sind, die erst im

---

1) Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. Kiel 1812, S. 136, 140, 146, 151. Vergl. auch Sachs, Geschichte der Botanik, S. 305.

Laufe der Entwickelung eigene Haut bekommen, wurde von Schleiden[1]), wenn auch keineswegs mit voller Sicherheit, ausgesprochen und später, im Jahre 1846, von einer anonymen Verfasserin[2]) ausführlich erläutert. Diese Intercellulartheorie machte einen großen Eindruck, was leicht zu begreifen ist, wenn man berücksichtigt, dass sie damals die einzige war, die wirklich auf fleißigen und sorgfältigen, obwohl natürlich ganz misverstandenen Beobachtungen beruhte. Selbst von Mohl günstig aufgenommen, wurde diese Meinung noch im Jahre 1860 von hervorragenden Botanikern vertheidigt.[3])

Die betreffenden Untersuchungen der ungenannten Forscherin wurden hauptsächlich mittelst Längsschnitten durch den Vegetationskegel ausgeführt, und erstreckten sich über eine lange Reihe Milchsaft führender Pflanzen, unter denen die Apocyneen, Asclepiadeen, Urticaceen, Euphorbiaceen, Papaveraceen und Cichoriaceen vertreten sind. Selbst Chelidonium majus, wo die früheren Querwände der Milchsaftgefäße bekanntlich zeitlebens erkennbar sind, scheint zuerst keinen Zweifel an der Richtigkeit der Intercellulartheorie erweckt zu haben. Bei den genannten Beobachtungen handelte es sich in erster Linie darum, zu constatiren, ob die jungen Milchröhren von vornherein eine eigene Haut besäßen oder nicht. Man glaubte nämlich damals, dass zwischen je zwei benachbarten Zellen zwei von einander gesonderte Zellhautlamellen liegen müssten, und wenn man zwischen einem milchführenden Kanal und den benachbarten Parenchymzellen keine doppelte Wand wahrnahm, so glaubte man daraus schließen zu müssen, dass der Milchkanal einer ihm angehörigen Wandlamelle überhaupt entbehre. Nachdem Mohl schon in den fünfziger Jahren gezeigt hatte, dass zwischen benachbarten Zellen eines Gewebes ursprünglich überhaupt nur eine einfache Lamelle liegt, hätte dieser Grund für die Intercellulartheorie von selbst wegfallen müssen.

Unterdessen trat Schacht[4]) im Jahre 1851 mit einer ganz anderen Theorie auf, nach welcher die Milchsaftgefäße überhaupt »milchsaftführende, nicht selten verzweigte Bastzellen« sind. Er stellte nämlich in Abrede, dass die Milchröhren ein besonderes Gewebesystem bilden, und wollte sie als eine Unterabtheilung unter die Kategorie der Bastzellen bringen, wobei nicht zu übersehen ist, dass Schacht und einige andere Phytotomen jener Zeit sich daran gewöhnt hatten, die verschiedensten, besonders dickwandigen, langen, oder gar verzweigten Zellen, ohne Rücksicht auf ihre Lagerung als Bast zu bezeichnen, ähnlich wie auch in neuerer Zeit Schwendener den Namen Bast auf die verschiedensten, der Festigkeit der Organe dienenden Elemente

1) Grundzüge der wiss. Botanik. 2. Aufl. 1845, I. Theil, S. 213, 254.
2) Botanische Zeitung 1846.
3) Wie z. B. von Henfrey, Micrograph. Dictionary, art. Laticiferous. Tissue.
4) Botanische Zeitung 1851, S. 513.

Digitized by Google

übertragen hat. Schacht's erste Untersuchungen bezogen sich auf Euphorbia, Hoya, Rhizophora, Chelidonium, Lactuca u. s. w. Seine Ansicht, obwohl insofern richtiger als die Intercellulartheorie, dass die Zellennatur der Milchröhrenelemente wieder erkannt wurde, war doch mit den Thatsachen in schreiendem Widerspruch. Die Thatsache, dass sämmtliche Milchröhren, sowohl die gegliederten als die ungegliederten, continuirliche offene Röhren bilden, die die ganze Pflanze durchlaufen können, wurde von Schacht übersehen, oder vielmehr ausdrücklich verneint. Er giebt nämlich an, dass diese »Bastzellen« niemals mit einander verbunden sind.

Während also die anatomischen Verhältnisse so unrichtig aufgefasst wurden, blieb die eigentliche Entwickelungsgeschichte noch ganz dunkel.

Im Jahre 1855 trat Unger [1]) noch einmal als Vertreter der Verschmelzungstheorie auf. In dem betreffenden Werke sind alle Milchröhren unter der Abtheilung »Zellfusionen« beschrieben, und der Verfasser spricht seine Meinung in folgenden Worten aus: »Aus vielfachen nach jener Methode [2]) ausgeführten Untersuchungen, hat sich herausgestellt, dass die Elemente der Milchsaftgefäße stets Zellen von einem eigenthümlichen flüssigen Inhalte sind. Diese Zellen erscheinen entweder als kurze oder lange cylindrische oder als einfach oder wiederholt verzweigte Schläuche, deren Endtheile und Zweige häufig mit einander verschmelzen, so dass daraus ein System von communicirenden Röhren hervorgeht.« Die Entwickelung selbst wird nicht näher beschrieben; Unger hatte sie wahrscheinlich nur bei einigen mit wirklich gegliederten Milchgefäßen versehenen Pflanzen, wie Chelidonium und Sanguinaria, verfolgt, und das Gesehene auch auf die nicht gegliederten übertragen, was um so leichter zu entschuldigen ist, als man damals den Unterschied zwischen beiden Kategorien von milchführenden Kanälen überhaupt noch nicht beachtet hatte.

Im Jahre 1856 wurden die ersten eingehenden Untersuchungen über die Entwickelung gegliederter Milchsaftgefäße von Schacht [3]) veröffentlicht. Doch nur bei einer Pflanze (Carica Papaya) hat er die Entwickelung ihrer höchst merkwürdigen Milchröhren verfolgt. Die betreffenden Organe bilden bekanntlich bei Carica ein reichverzweigtes System, das hier ausnahmsweise an der inneren Seite des Cambiums gebildet wird. Dieselben bilden im Holzkörper concentrische Kreise, indem abwechselnd Tracheen und Milchsaftgefäße von dem Cambium erzeugt werden. Sowohl die Querwände als auch zum Theil die Seitenwände werden nach Schacht frühzeitig resorbirt. Außerdem treiben die Hauptstämme der Röhren zahlreiche, bisweilen sehr dünne Äste, die mit anderen Röhren verschmelzen oder auch blind endigen können. Diese feinen, von Schacht als Capillarröhren be-

1) Anatomie und Physiologie der Pflanzen, S. 157.
2) Maceration und Kochen mit Kali.
3) Monatsber. d. Berliner Akademie 1856, 2. S. 545.

Digitized by Google

zeichneten Äste sollen durch die Intercellularräume verlaufen. Ferner treten auch in den Markstrahlen Verbindungsröhren auf, welche in dem Parenchym derselben durch Verschmelzung von Zellen entstehen sollen, und die Milchsaftgefäße sämmtlicher Fibrovasalstränge in Verbindung setzen. In der Rinde sollen nur seitliche Verzweigungen der Hauptröhren vorkommen.

Die Beobachtungen Schacht's dehnten sich auch über verschiedene andere Pflanzen aus, unter denen Sonchus uns am meisten interessirt. Über die eigentliche Entwickelungsgeschichte hat er in diesem Fall nicht viel mitzutheilen. Er sagt[1]: »Der Vorgang der Verschmelzung der Zellen zur Bildung der Milchsaftgefäße scheint hier derselbe wie bei Carica zu sein, nur mit dem Unterschied, dass hier die Parenchymzellen der Markstrahlen viel seltener als dort an derselben theilnehmen« u. s. w. Dass Schacht die Entwickelung wirklich verfolgt hatte, ist aus diesen Worten kaum zu schließen. Auch die betreffenden Abbildungen[2] zeigen nichts von der Entstehung aus Zellen. Dafür aber ist die Art der seitlichen Verbindung zwischen den Röhren richtig dargestellt. Hier nämlich treiben die Milchröhren seitliche Ausstülpungen, die weiter wachsen und mit denen der benachbarten Röhren verschmelzen und so eine Verbindung herstellen, ähnlich wie bei der Copulation der Conjugaten.

Ohne Zweifel wurde die Kenntnis der uns beschäftigenden Organe durch diese Arbeit von Schacht wesentlich erweitert. Obschon er noch danach strebte, seine Bastzellentheorie zu retten, indem er behauptete, dass auch echte Bastzellen mit einander verschmelzen können[3], wurde eine richtigere Auffassung jetzt fast unvermeidlich.

Während der nächstfolgenden Jahre wurde nur verhältnismäßig wenig von Interesse über die Milchsaft führenden Organe veröffentlicht. Im Jahre 1862 erkannte Hartig[4] zum ersten Mal den Unterschied zwischen gegliederten und ungegliederten Milchröhren. Unter den ersteren sind die Cichoriaceen und Papaveraceen erwähnt, und außerdem die Acerineen, die den Milchröhren besitzenden Pflanzen nicht mehr zugerechnet werden. Als ungegliedert werden die Milchröhren der Euphorbien bezeichnet. Diese Eintheilung wurde erst viel später allgemein angenommen.

Im nächsten Jahre (1863) gewann die Kenntnis unseres Gegenstandes noch eine Erweiterung, indem Vogl[5] Untersuchungen über die Milchsaftgefäße von zwei Cichoriaceen veröffentlichte. Im Cambium von Taraxacum officinale und Podospermum beobachtete er die Entstehung der Milchröhren. Er bildet Stadien ab, worin die Querwände noch erhalten sind, und theilt außerdem die interessante Thatsache mit, dass die Verbindung benachbarter

1) l. c. S. 524. 2) l. c. Fig. 11—13.
3) l. c. S. 530. 4) Botan. Zeitung 1862, S. 97.
5) Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 43. B. S. 668.

Digitized by Google

Gefäße durch Seitenäste der Resorption der Querwände vorausgeht. Er fasst seine Resultate in folgenden Worten zusammen: »Die Milchsaftgefäße beider Pflanzen entstehen durch Fusion von über und neben einander stehenden Leitzellen (Cambiform, Siebzellen), die Fusion ist bedingt durch die Umwandlung der Membranen der verschmelzenden Zellen in Pectose.« Vogl hat, wie seine Fig. 4, Taf. II zeigt, die jungen Milchsaftgefäße mit Siebröhren verwechselt.

Die Angaben von Trécul (1857), auf dessen Arbeiten ich zurückkomme, nach welchen Milchröhren und Tracheen mit einander in Verbindung stehen, gab Veranlassung zu einer erneuten Bearbeitung dieser Gewebeformen. Die Preisschrift Hanstein's[1]) (1864) enthält eine sehr ausführliche Behandlung des Gegenstandes, wobei aber die Vertheilung und sonstige anatomische Verhältnisse hauptsächlich berücksichtigt sind. Was die Entwickelungsgeschichte betrifft, war Hanstein unbedingt Anhänger der Verschmelzungstheorie. Aber auch ihm ist es nicht gelungen, die successiven Entwickelungsstadien direkt zu beobachten. Mit besonderer Rücksicht auf die Milchröhren der Cichoriaceen, Campanulaceen und Lobeliaceen giebt er an[2]), »dass das Verschmelzen dieser Zellen in so frühem Stadium vor sich zu gehen pflegt, dass es sich bei der noch herrschenden Feinheit der Theile der direkten Beobachtung entzieht«. Er fügt aber Folgendes hinzu: »Die Anordnung der schlauchförmigen Hauptstämme der Gefäße entspricht genau der der benachbarten Zellen, und auch die Länge von diesen lässt sich in den unterscheidbaren Abschnitten der Schläuche häufig wieder erkennen.« Etwas weiter unten giebt er die Gründe seiner Meinung noch klarer an. Er sagt[3]): »Dagegen findet die Entstehung dieser Gefäße aus Zellketten ihren mehrfachen Nachweis einerseits im Vergleich mit denen von Carica, andererseits in den Papaveraceen« u. s. w. Es ergiebt sich also, dass die Hanstein'sche Ansicht, gerade wie die Unger'sche, viel mehr auf Analogie als auf direkter Beobachtung beruht. Freilich war dieser Analogieschluss durch die auch von Hanstein bestätigten Beobachtungen Schacht's an Carica wesentlich verstärkt. Wie wenig aber die Verschmelzungstheorie sich noch jetzt auf vollständige entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen stützte, erhellt aus der Thatsache, dass Hanstein sie wiederum auf die ungegliederten Milchröhren ausdehnte.

Die Arbeit Dippel's[4]) (1865), auch von der Pariser Akademie gekrönt, stimmt in ihren wichtigsten Resultaten mit der Hanstein'schen überein. Er findet, dass alle Milchröhren zuerst aus reihenweise über einander gestellten Zellen bestehen; die einfachen (nicht netzförmig verbundenen)

1) Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

2) l. c. S. 14. 3) l. c. S. 15.

4) Da die Arbeit selbst mir nicht zu Gebote stand, musste ich de Bary's Referat in der Botanischen Zeitung 1867, S. 333, sowie Citate in der »Vergleichenden Anatomie« u. s. w. benutzen.

Digitized by Google

sollen sich nach Maceration in die Einzelzellen zerlegen lassen. Dippel hat nicht nur diese Entstehungsweise einfach auf die ungegliederten Milchröhren übertragen, sondern behauptet, dass er auch hier die Querwände wirklich gesehen hat. Er ist von de Bary[1]) und Schmalhausen widerlegt worden, indem sie gezeigt haben, dass die von ihm gesehenen Querwände nicht den Milchzellen selbst, sondern darüber oder darunter liegenden Zellen angehören. Von denselben Beobachtern ist auch die Unrichtigkeit seiner Auffassung der Milchröhren als modificirte Siebröhren nachgewiesen worden.

Trécul hat zwischen den Jahren 1857 und 1868 eine lange Reihe von Aufsätzen, die Milchröhren und verwandte Organe betreffend, veröffentlicht, die durch die große Anzahl der untersuchten Arten ausgezeichnet sind. Indem ich seine Circulationstheorie, nach welcher die Milchsaftgefäße den Adern, die Tracheen dagegen den Arterien der Thiere entsprechen, übergehe, will ich nur einige Punkte kurz berühren, die für die Entwickelungsgeschichte von Interesse sind.

Unter den Papaveraceen[2]) hat Trécul die Entstehung aus Zellen bei Argemone beobachtet. Hier wie in anderen Fällen soll der Milchsaft schon gebildet werden, bevor die Querwände aufgelöst sind. Auch hier findet Verbindung zwischen benachbarten Röhren durch Auswüchse statt, wie es bei so vielen anderen gegliederten Milchsaftgefäßen der Fall ist.

Bei den Cichoriaceen[3]) ist die Entwickelung folgendermaßen beschrieben: Die Milchsaftgefäße entstehen aus Zellen, die in continuirliche Röhren verschmelzen. Letztere communiciren alle mit einander, so dass sie ein Netz bilden. Die Continuität der Gefässe kommt auf dreierlei Weise zu Stande: 1) durch Fusion über einander stehender Zellen. 2) durch die mehr weniger häufige Resorption der Seitenwände, wo zwei Zellen oder Gefäße in unmittelbarer Berührung sind. 3) wenn die Milchgefäße von einander entfernt sind, treiben sie Äste gegen einander, die in der Form von Ausstülpungen entstehen. Diese wachsen zwischen oder selbst durch die ungleichnamigen Zellen, bis sie entsprechende Äste von anderen Gefäßen treffen, mit denen sie verschmelzen; bei Tragopogon pratense hat Trécul solche Verbindungsäste beobachtet, die eine Länge von 1,15 mm erreichten.

Auch unter den Aroideen[4]), und zwar bei verschiedenen Caladiumarten, scheint Trécul sowohl die Resorption der Querwände als die Verbindung durch Ausstülpungen beobachtet zu haben.

An einem anderen Orte[5]) macht Trécul auf die Thatsache aufmerksam, dass bei den Euphorbien keine Spur der Entstehung aus Zellen

---

1) Vergleichende Anatomie S. 205.
2) Comptes rendus, T. 60, 1865, S. 522. 3) Ebendas. T. 61, 1865, S. 787.
4) Ebendas. T. 61, S. 1163. 5) Ebendas. T. 60, S. 1849.

Digitized by Google

wahrzunehmen ist, und beachtet somit zum ersten Mal den Unterschied zwischen gegliederten und ungegliederten Milchröhren.

Auch bei Trécul fehlt es an genaueren Beschreibungen des Entwicklungsvorgangs.

Die Arbeit von David[1]) (1872) bezieht sich bekanntlich auf die ungegliederten Milchröhren. Er hat das Verdienst, die richtige Eintheilung der fraglichen Organe endgültig festgestellt zu haben, obwohl er die wahre Entstehungsweise der ungegliederten Milchröhren noch nicht erkannte. Er glaubte nämlich, dass neue Milchzellen fortwährend im Meristem des Vegetationspunktes gebildet werden, dass also eine große Anzahl successiv entstandener Milchzellen in der erwachsenen Pflanze existirt. In der That aber sind dieselben schon im Embryo ein für allemal, und zwar in sehr geringer Zahl (etwa sechs) angelegt, und das ganze Milchröhrensystem der Pflanze besteht ausschließlich aus den mannigfaltigen Verzweigungen dieser wenigen ursprünglichen Zellen. Diese Entdeckung wurde zuerst von Schmalhausen[2]) (1877) gemacht und nachher von Weber im Würzburger Laboratorium bestätigt.

Die Arbeit Schmalhausen's ist auch für die Entwickelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren von großer Wichtigkeit, indem er, wie es mir scheint, bei weitem die genauesten Beobachtungen über die Entstehung dieser Organe bei den Cichoriaceen mitgetheilt hat. Ich werde im Laufe der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen öfters auf seine Angaben zurückkommen müssen; hier seien nur die Hauptpunkte erwähnt. Schmalhausen hat die Embryonen von Tragopogon und Scorzonera untersucht. Er findet, dass die Milchsaftgefäße schon im reifen Keime angelegt sind, aber erst im Laufe der Keimung zu wirklichen Gefäßen werden, indem die Querwände, und wohl auch zum Theil die Seitenwände resorbirt werden. Die Ausbildung soll am Wurzelende anfangen und von da aus bis zum entgegengesetzten Ende des Embryos fortschreiten. Hier, wie bei den sonst so grundverschiedenen Euphorbien sind zwei Systeme von Milchröhren im Embryo vorhanden. Das eine gehört dem Periblem, das andere dem Plerom an. Die Milchsaftgefäße haben mit den Siebröhren weder in der Entwickelung noch in der Struktur etwas Gemeinsames. Auf Details werde ich, wie gesagt, später zurückkommen.

In der »Vergleichenden Anatomie« von de Bary sind, neben werthvollen eigenen Beobachtungen, die Ergebnisse der bis 1877 gemachten Untersuchungen zusammengestellt. Daraus kann man ungefähr auf den heutigen Stand der Frage schließen, da seit der Zeit nur wenig Neues erschienen ist. Aus Allem geht hervor, dass die Entstehung der gegliederten Milchröhren aus der Verschmelzung von Zellreihen als ziemlich sicher

---

1) Über die Milchzellen der Euphorbiaceen u. s. w. Breslau 1872.

2) Beiträge zur Kenntnis der Milchsaftbehälter der Pflanzen. St. Petersburg 1877.

Digitized by Google

constatirt betrachtet werden darf, aber nichts desto weniger, dass der Vorgang nur in wenigen Fällen direkt beobachtet worden ist. [1])

Seit dem Jahre 1877 ist nur eine einzige Arbeit erschienen, die in Betracht gezogen werden muss. Diese ist die Untersuchung von Tragopogon porrifolius, von M. E. Faivre ausgeführt. [2]) Er giebt an, dass der reife Embryo bei dieser Pflanze wesentlich aus plasmareichem Parenchym besteht, worin die Tracheen und Milchsaftgefäße noch nicht entwickelt sind. Jene erscheinen zuerst, beide aber erst, wenn die Wurzelspitze schon aus der Samenschale hervorragt. Die Milchsaftgefäße sollen durch die Fusion über einander stehender Zellen gebildet werden. Diese Entstehungsweise soll an den oft deutlichen Gliederungen noch erkennbar sein. Am zahlreichsten kommen die Milchsaftgefäße in den Cotyledonen vor. Die zweierlei Verbindungen zwischen benachbarten Gefäßen, nämlich durch Querreihen von Zellen und durch Ausstülpungen, hat auch Faivre beobachtet. Was die Vertheilung betrifft, existirt nach Faivre eine enge Beziehung zwischen Tracheen und Milchsaftgefäßen, die aber niemals mit einander in Verbindung stehen. Der Milchsaft selbst soll erst zum Vorschein kommen, wenn die Wurzel eine Länge von mehreren Millimetern erreicht hat. Ich werde bald Gelegenheit haben, zu zeigen, wie weit diese Angaben durch meine Beobachtungen bestätigt sind.

Die Untersuchungen, zu deren Darstellung ich jetzt übergehe, wurden auf Veranlassung des Herrn Hofrath Professor v. Sachs unternommen. Meine Arbeit hatte den Zweck, die Entwickelungsgeschichte der Milchsaftgefäße an gewissen Beispielen etwas näher zu untersuchen und durch möglichst direkte Beobachtung festzustellen. Im Gegensatz zu der Mehrzahl der älteren Beobachtungen, mit Ausnahme derer von Schmalhausen und de Bary, ging ich darauf aus, bloße Analogieschlüsse betreffs der Entwickelungsgeschichte zu vermeiden und mich allein auf gelungene Schnitte von äußerster Feinheit zu verlassen, und die folgenden Angaben beziehen sich daher nur auf ganz klare, zweifellose Objekte, wie sie nur an Schnitten von äußerster Feinheit zu gewinnen sind.

Eigene Beobachtungen.

Ich will zuerst die Entwickelung der Milchsaftgefäße in dem Keimling von Tragopogon eriospermus beschreiben, weil ich dieses Objekt am genauesten untersucht habe, und weil die Keimpflanzen überhaupt bis jetzt von nur wenigen Beobachtern in dieser Hinsicht untersucht worden sind.

---

1) l. c. S. 199 und 203. 2) Comptes rendus, T. 88, 1879, S. 269.

Digitized by Google

Zur leichteren Orientirung will ich eine kurze Beschreibung der Vertheilung dieser Gefäße in der Keimpflanze vorausschicken.

In der Keimwurzel findet man zwei scharf unterscheidbare Systeme von Milchsaftgefäßen. Erstens verlaufen im Parenchym der Rinde zerstreute, in der Regel nicht sehr zahlreiche Milchgefäße, die ziemlich dicht unter der Oberfläche gelagert sind, gewöhnlich in der vierten oder fünften Zellenschicht. Zweitens besitzt der axile Strang eine Anzahl Milchgefäße, die dem Phloemtheile angehören, und, dem diarchen Bau der Wurzel entsprechend, zwei große, einander gegenüber stehende Gruppen bilden, die ungefähr je ein Viertel des Umfangs einnehmen. In derselben Anordnung setzen sich die Milchsaftgefäße in das hypocotyle Glied fort. Hier aber sind die hypodermalen Gefäße viel zahlreicher als in der Wurzel. Sie verlaufen noch dichter unter der Epidermis; zuweilen sind sie von derselben nur durch eine einzige Zellenschicht getrennt. Die nämlichen Milchgefäße können entweder vereinzelt verlaufen oder zu zweien, zuweilen auch mehr neben einander stehen. Die Milchgefäße des Fibrovasalsystems nehmen eine der Stengelstruktur entsprechende Vertheilung an. Hier nämlich stehen sie vorwiegend an der Außen- (Phloem-)seite der einzelnen Gefäßbündel, kommen aber auch im intrafascicularen Gewebe vor.

Im Knoten biegen sich die Gefäßbündel und die ihnen angehörenden Milchsaftgefäße in die Cotyledonen hinaus, so dass sie in der Cotyledonarscheide weiter nach außen zu liegen kommen, als im hypocotylen Gliede. Die hypodermalen Milchsaftgefäße dagegen setzen sich geradlinig in die Cotyledonen fort. An der Stelle, wo die Fibrovasalbündel in die Cotyledonarscheide eintreten, sind ihre Milchsaftgefäße stets durch quer verlaufende Äste mit den hypodermalen verbunden. In der Scheide kommen wiederum solche Verbindungen sehr häufig vor. In den Cotyledonen begleiten die Milchsaftgefäße gewöhnlich die hier reich verzweigten Fibrovasalstränge; auch hier aber kommen welche vor, die allein durch das Parenchym verlaufen. In den Vegetationspunkt des Keimstengels oberhalb der jüngsten Blätter habe ich bis jetzt die Milchgefäße nie verfolgen können, wohl aber in die jungen Blätter selbst, sobald diese einigermaßen entwickelt sind. Die Milchgefäße sind also, gleich den Fibrovasalsträngen, niemals stammeigene im Sinne Nägeli's.

Die oben beschriebenen Verhältnisse sind an Keimlingen, deren Wurzelende etwa 5 mm aus der Samenschale hervorragt, schon recht deutlich zu erkennen. Es fragt sich zunächst, wann die betreffenden Organe zuerst angelegt werden. Um diese Frage zu beantworten, habe ich den reifen Embryo im trockenen Samen untersucht. Nahe an der Epidermis (z. B. in der Cotyledonarscheide), an der Stelle, wo man späterhin die hypodermalen Milchgefäße zu finden pflegt, kann man an einem Querschnitt hin und wieder einzelne Zellen unterscheiden, die sich zunächst durch ihre geringere Größe auszeichnen. Sie sind nämlich in der radialen Richtung

Digitized by Google

nur halb so breit, als die benachbarten Parenchymzellen. Sie stehen im Querschnitt immer zu zwei beisammen und sind gewöhnlich durch eine einzige Zellenschicht von der Epidermis getrennt. An Längsschnitten erkennt man, dass die betreffenden Zellen Längsreihen bilden und offenbar aus Spaltung der dritten Reihe (von außen gezählt) durch tangentiale Wände entstanden sind. Die äußeren dieser Zellen sind es, die den hypodermalen Milchsaftgefäßen ihren Ursprung geben. Schon in diesem Stadium glaubte ich einen Unterschied in dem Inhalte wahrnehmen zu können. Es sind nämlich in den erwähnten Zellen nur wenige kleine Aleuronkörner enthalten, während dieselben in den Parenchymzellen massenhaft vorhanden sind. [1])

Auch die Fibrovasalstränge sind im reifen Keime angelegt. Hier aber ist es mir nicht gelungen, die Anlagen der Milchsaftgefäße von den übrigen Zellen des Pleroms zu unterscheiden. [2]) Gerade desshalb habe ich bei den allerjüngsten Stadien meine Aufmerksamheit auf die hypodermalen Gefäße gewendet, weil bei diesen keine Verwechselung eintreten kann.

Nicht in allen Fällen ist es mir gelungen, das Vorhandensein dieser Anlagen im fertigen Embryo nachweisen zu können. Das Entwickelungsstadium, bei welchem der Embryo in seinen Ruhezustand im trockenen Samen übergeht, ist bekanntlich ein mehr oder weniger zufälliges. Es giebt wahrscheinlich einzelne Samen, worin die betreffenden Zelltheilungen noch nicht stattgefunden haben, sondern erst mit Beginn der Keimung erfolgen sollen. Dagegen sind die Anlagen der Gefäßbündel ausnahmslos deutlich zu erkennen. Es ergiebt sich also, dass die Angaben Faivre's, nach welchen der reife Keim wesentlich aus Parenchym besteht, worin weder Tracheen noch Milchsaftgefäße entwickelt sind, den wahren Sachverhalt sehr ungenau darstellen. Die Resultate von Schmalhausen's Untersuchungen sind dagegen mit den meinigen völlig in Einklang.

Viel deutlicher noch sind die in Bildung begriffenen Milchgefäße zu erkennen, sobald die Keimung einmal eingetreten ist. Bei Samen, die etwa 24 Stunden im Boden gelegen hatten, deren Keimwurzeln aber noch nicht zum Vorschein gekommen waren, fand ich die Anlagen der hypodermalen Milchgefäße schon ziemlich weit differenzirt. Sie bilden Längsreihen etwas langgestreckter Zellen, die in der Regel ungefähr halb so breit und doppelt so lang als die gewöhnlichen Parenchymzellen sind. Ihre Entstehung durch Theilung von Zellen, die der dritten (resp. vierten) Zellenreihe angehören, ist noch leicht zu constatiren. Die Schwesterzellen, die nach innen liegen, bleiben kleiner als die übrigen Parenchymzellen; offenbar

---

1) Dieser Mangel an Aleuronkörnern gilt auch zum Theil für die Schwesterzellen der Milchgefäßanlagen. Möglicherweise stellen die betreffenden Präparate Fälle dar, wo zwei Milchgefäße nebeneinander entstehen sollten.

2) Cf. Schmalhausen l. c. S. 23.

Digitized by Google

haben sie weitere Quertheilungen erfahren, die in den Zellen der Milchsaftgefäße unterbleiben. Was den Inhalt betrifft, ist die Differenzirung jetzt sehr auffallend. Sowohl Epidermis- als Parenchymzellen führen noch eine Masse Aleuronkörner; in den angelegten Milchgefäßen fehlen dieselben vollständig. Letztere besitzen einen gleichförmigen feinkörnigen Inhalt, worin eine dunklere Partie möglicherweise die Lage des Zellkerns andeutet.

In keimenden Samen, bei welchen das Wurzelende eben sichtbar wird, findet man die hypodermalen Milchsaftgefäße etwas weiter ausgebildet. Ihr Inhalt fängt jetzt an, das charakteristische Ansehen des Milchsafts anzunehmen, und ist durch seine Farbe schon beim ersten Blick von demjenigen aller übrigen Zellen zu unterscheiden. Bis jetzt aber sind die Querwände noch vollkommen erhalten.

In Keimlingen, deren Wurzeln 3—4 mm aus der Samenschale herausgewachsen sind, sind die Milchsaftgefäße fast überall deutlich zu erkennen. Ungefähr um diese Zeit pflegt man die ersten Andeutungen von der Resorption der Wände wahrzunehmen. Der Zustand der betreffenden Gefäße ist bei diesem Entwickelungsstadium folgender:

In der Wurzel sind die hypodermalen Milchgefäße schon ziemlich weit ausgebildet; sie führen Milchsaft und es lässt sich stellenweise constatiren, dass die Querwände wenigstens in der Mitte durchbohrt sind. Das andere, dem axilen Cylinder gehörende System bleibt noch zurück. Die Zellen zeigen gegen die übrigen Zellen des Pleroms keine Verschiedenheit des Inhalts; auch sind alle Wände noch unverändert.

Dasselbe gilt auch zum Theil für das hypocotyle Glied, hier aber ist die Entwickelung der zwei Systeme eine gleichmäßigere.

An der Basis der Cotyledonen sind die Verbindungsäste zwischen axilen und hypodermalen Milchgefäßen ebenso weit entwickelt wie die Hauptstämme selbst; sie führen schon etwas Milchsaft. In dieser Gegend trifft man gelegentlich Stellen, wo die Querwände perforirt sind. Im oberen Theile der Cotyledonen ist die Entwickelung nicht so weit vorgeschritten. Die Querwände sind überall vorhanden, wenn auch ein wenig gequollen. Gegen die Cotyledonspitze ist bis jetzt kein Milchsaft in den Gefäßen wahrzunehmen.

Die Milchsaftgefäße in den Cotyledonen bilden schon ein complicirtes Netzwerk. Die Verbindung zwischen entfernteren Hauptstämmen ist stets durch quer verlaufende Reihen von später verschmelzenden Zellen bewirkt. Niemals habe ich bei diesen Keimpflanzen die sonst so häufige Verbindung mittelst copulirender Ausstülpungen beobachtet.

Es kommen nicht selten Fälle vor, wo eine oder mehrere Zellen einer Reihe durch Längswände gespalten sind. Beide Zellen nehmen an der Bildung des Milchgefäßes theil. Offenbar haben sie eine nachträgliche Theilung erfahren, die in den übrigen Zellen der Reihe unterbleibt.

Digitized by Google

An Keimpflanzen, deren Wurzeln eine Länge von etwa 6 mm erreicht haben, hat man alle Stadien des Entwickelungsvorgangs vor sich. Ich will dieselbe Reihenfolge wie vorher inne halten und mit den hypodermalen Milchgefäßen der Wurzel beginnen. Diese sind jetzt beinahe fertig. Die Querwände sind alle durchbrochen, zuweilen sind ihre Reste nur schwer zu erkennen. Die Glieder sind sehr lang, in der Regel zweimal so lang als die selbst sehr gestreckten Parenchymzellen. Dasselbe Längenverhältnis besteht also noch jetzt wie bei den jüngsten Entwickelungsstufen. Die Milchsaftgefäße des axilen Cylinders sind dagegen keineswegs so weit entwickelt. Hier fängt die Resorption der Querwände erst an, stellenweise sind dieselben noch vollkommen erhalten. Auch die Seitenwände zeigen keine Durchbohrung.

Im hypocotylen Gliede sind die hypodermalen Milchgefäße eben so weit ausgebildet wie in der Wurzel. Die Querwände sind resorbirt; lange Strecken hindurch kann man keine Spur von ihnen wahrnehmen. Die Milchgefäße der Fibrovasalstränge sind weiter fortgeschritten als die entsprechenden in der Wurzel, doch nicht so weit wie die hypodermalen. Die Querwände sind durchbohrt; in den Seitenwänden sind schon viel größere Löcher vorhanden. Letztere Thatsache, die ich wiederholt beobachtet habe, stimmt mit der Behauptung Schmalhausen's überein, dass die Resorption der Seitenwände der der Querwände vorausgeht.

In den Cotyledonen sind die Perforationen kleiner als im hypocotylen Gliede. Hier zeigen alle Milchsaftgefäße dieselbe Entwickelungsstufe. Ihre Glieder sind, dem langsamen Wachsthum dieses Theiles entsprechend, verhältnismäßig kurz.

Die Resorption der Querwände geht in den Cotyledonen noch immer langsam vor sich. Selbst bei Keimlingen, deren Wurzellänge schon ungefähr 1 cm beträgt, ist der Vorgang keineswegs vollendet. In den Seitenwänden, wo zwei Gefäße in Berührung sind, findet man zwar recht große Perforationen; die Querwände aber sind nur theilweise aufgelöst; in manchen sind die Öffnungen noch ganz klein.

Was die Reihenfolge der Entwickelung in den verschiedenen Organen der Keimpflanze anbetrifft, muss man, wie es mir scheint, zwei Momente unterscheiden. Erstens macht sich das Princip geltend, dass die Milchsaftgefäße dort am frühesten ausgebildet werden, wo das Wachsthum zuerst stattfindet. Dem entsprechend bilden sich die hypodermalen Milchgefäße der Wurzel sehr frühzeitig aus, weil die Basis der Wurzel zuerst am lebhaftesten wächst. Die entsprechenden Milchgefäße des hypocotylen Gliedes, das sich auch sehr bald zu strecken beginnt, bleiben nur wenig zurück. In den Cotyledonen dagegen, die längere Zeit hindurch so gut wie kein Wachsthum erfahren, schreitet die Ausbildung der Milchgefäße auch sehr langsam fort und vollendet sich erst sehr spät. Wie schon oben erwähnt, hat auch Schmalhausen auf diese Thatsachen aufmerksam gemacht.

Digitized by Google

Zweitens habe ich wiederholt Gelegenheit gehabt, zu beobachten, dass die Milchsaftgefäße des Pleroms gegen die anderen in ihrer Ausbildung sehr zurückbleiben. Dies ist in der Wurzel besonders auffallend, gilt aber auch von dem hypocotylen Gliede, jedenfalls in seinem unteren Theile; die hypodermalen Milchgefäße führen Milchsaft, während die der Fibrovasalstränge noch nichts davon wahrnehmen lassen. Auch die Fusion der Zellen ist in jenen sehr weit fortgeschritten, während sie in diesen kaum angefangen hat. In den Cotyledonen macht sich dieser Unterschied nicht mehr geltend: hier geht die Entwickelung an demselben Querschnitt überall mit gleichem Schritt vor sich.

Was den Verschmelzungsvorgang selbst anbetrifft, lässt sich folgendes constatiren. Zuerst erscheint die betreffende Wand etwas aufgequollen; jedoch ist die Quellung eine ziemlich unbeträchtliche. Dann fängt die Membran an, sich an einer Stelle allmählich aufzulösen. Es giebt wahrscheinlich eine Mittellamelle, die der Auflösung am längsten widersteht, da man Stadien trifft, wo die Öffnung noch durch eine äußerst dünne Haut verschlossen ist. Die Öffnung ist zuerst sehr klein; häufig, aber keineswegs immer, tritt sie im Mittelpunkte der Querwand auf. Die Perforation vergrößert sich allmählich; schon ehe die Querwand völlig verschwunden ist, treten die Inhalte der Zellen in Verbindung. Was die seitlichen Durchbohrungen betrifft, möchte ich nur die Bemerkung Schmalhausen's, dass dieselben in der Nähe einer Querwand zu entstehen pflegen, bestätigen.

Die eben beschriebenen Beobachtungen an Tragopogon habe ich zum Theil an Scorzonera hispanica wiederholt.

Auch hier lassen sich die Anlagen der Milchsaftgefäße schon im trockenen Samen erkennen. Der Vorgang der Entwickelung ist wesentlich derselbe wie bei Tragopogon. Schon ehe die Querwände aufgelöst werden, sind die betreffenden Zellen durch ihren charakteristischen Inhalt ausgezeichnet, ohne Zweifel führen sie schon etwas Milchsaft. Die Vertheilung ist bei den beiden Pflanzen etwas verschieden. Bei Scorzonera gehören fast alle Milchsaftgefäße des Keimlings dem Phloemtheile der Gefäßbündel an; nur in den Cotyledonen findet man welche, die für sich in der Epidermis verlaufen. Noch ein Unterschied besteht darin, dass die Milchsaftgefäße von Scorzonera schon in den früheren Stadien der Keimung Ausstülpungen bilden, die später die Verbindung zwischen benachbarten Gefäßen vermitteln. In der jungen Keimpflanze von Tragopogon scheinen dieselben, wie gesagt, nicht vorhanden zu sein.

Am schönsten habe ich die nämlichen Verbindungsäste in der Nähe des Vegetationspunktes des Stammes bei älteren Pflanzen von Scorzonera beobachtet. Hier findet man, besonders in den jüngsten Blättern, Milchsaftgefäße, deren Glieder noch deutlich zu erkennen sind. Schon diese

Digitized by Google

jungen Gefäße haben seitliche Auswüchse getrieben, die zwischen die Parenchymzellen eindringen. In sehr vielen Fällen endigen dieselben blind. Es scheint auf die, durch den Turgor des umgebenden Gewebes verursachten Druckverhältnisse anzukommen, an welchen Stellen diese Ausstülpungen gebildet werden. Gelegentlich treffen sie die entsprechenden Auswüchse oder selbst die Hauptstämme anderer Milchgefäße. Dann wird die Membran an der Berührungsstelle aufgelöst; der Inhalt beider Milchgefäße setzt sich in Verbindung. Die Bilder, die auf diese Weise zu Stande kommen, erinnern sehr an die Copulationserscheinungen bei den Conjugaten, ein Vergleich, auf den schon Schacht aufmerksam machte. Nur macht sich der Unterschied geltend, dass bei den Milchsaftgefäßen die Ausstülpungen ganz unabhängig von dem Vorhandensein eines benachbarten Gefäßes gebildet werden.

Die Entwickelung der Milchsaftgefäße in dem embryonalen Gewebe älterer Pflanzen stimmt, so weit ich sie verfolgt habe, mit der in den Keimlingen überein. Ihr hin und her gebogener Verlauf erklärt sich zum Theil aus der Thatsache, dass die Zellen, die an der Bildung eines und desselben Milchgefäßes theilnehmen, nicht in derselben Längsreihe zu liegen brauchen. Vielmehr ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass Zellen, die in verschiedene Höhen, aber auch in neben einander liegende Reihen gestellt sind, durch Auflösung des gemeinsamen Stückes der Seitenwand mit einander in Verbindung treten. In diesem Falle können die Zellen, die in der geradlinigen Verlängerung irgend eines Theiles des Milchgefäßes liegen, als Parenchymzellen beharren.

Mit Rücksicht auf die vorliegende Frage habe ich ferner die secundäre Rinde bei Scorzonera, Taraxacum und Chelidonium untersucht. In den Wurzeln der erstgenannten Pflanze werden Milchsaftgefäße massenhaft aus dem Cambium gebildet. Am Querschnitt erscheinen dieselben in radialen Reihen angeordnet, deren Abstand verschieden ist, aber gewöhnlich nicht mehr als sechs Schichten von Parenchymzellen beträgt. In der Regel ist jede radiale Reihe eine doppelte. Die Milchsaftgefäße sind von ziemlich zahlreichen Siebröhren begleitet. An einem tangentialen Längsschnitt erkennt man, dass die, die Milchgefäße und Siebröhren enthaltenden Gewebepartien ein grobes Netzwerk bilden, dessen Maschen von den Rindenstrahlen ausgefüllt sind. Sowohl in tangentialer als in radialer Richtung kommen sehr zahlreiche Anastomosen zwischen den einzelnen Milchgefäßen vor, die zum Theil direkt, zum Theil mittelst Aussackungen stattfinden. Die Querwände werden sehr frühzeitig resorbirt. Nur ganz in der Nähe der eigentlichen Cambiumschicht trifft man Stellen, wo dieselben noch erhalten sind. Die jungen Entwickelungsstadien sind denjenigen in der Keimpflanze ganz ähnlich; nur sind die angelegten Milchgefäße hier etwas größer.

Auch in den Wurzeln von Taraxacum officinale sind die Milchsaftgefäße der secundären Rinde sehr reichlich entwickelt. Hier sind sie, im

Digitized by Google

Querschnitt betrachtet, in einer Anzahl concentrischer Kreise angeordnet, die mit dicken Schichten von Parenchym abwechseln und durch die Rindenstrahlen unterbrochen sind. Innerhalb dieser kreisförmigen Bänder stehen die Milchsaftgefäße in Gruppen von unbestimmter Größe. Sie sind sehr eng und haben einen etwas gekrümmten Verlauf. Sie sind von kleinen Siebröhren begleitet. Die Zellen, aus denen die Milchgefäße bestehen, sind keilförmig, und zwar neigen sich ihre Endflächen gegen die radiale Ebene. Dem entsprechend sind die Durchbohrungen am besten an tangentialen Schnitten zu erkennen. Der Bau und Verlauf der Milchgefäße entsprechen genau denen der Zellen, die ihnen ihren Ursprung geben. In der unmittelbaren Nähe des Cambiums kann man an gelungenen Präparaten constatiren, dass die Querwände noch vorhanden sind.

Bei Chelidonium majus ist die Entstehung der Milchsaftgefäße aus Zellen noch im fertigen Zustande so leicht wieder zu erkennen, dass eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung in dieser Hinsicht nicht nöthig ist. Ich möchte aber einige wenige Punkte erwähnen, die mir im Laufe meiner Beobachtungen aufgefallen sind.

In der secundären Rinde älterer Wurzeln sind die sehr zahlreichen Milchsaftgefäße unregelmäßig in dem Parenchym vertheilt. Zuweilen sind dieselben vereinzelt, zuweilen zu zweien oder zu dreien in Berührung. Neben ihnen sind auch Siebröhren vorhanden, die stellenweise unmittelbar an die Milchgefäße angrenzen. Hier in der Wurzel sind diese sehr kurzgliederig; die Glieder sind nur etwa dreimal so lang als breit. In den oberirdischen Theilen dagegen sind sie sehr langgestreckt. Weder Ausstülpungen, noch sonstige Verzweigungen kommen vor. Wo aber zwei Milchgefäße neben einander verlaufen, wird die Seitenwand häufig durchbohrt. Die Perforationen bleiben gewöhnlich sehr klein, erst bei genauer Einstellung lassen sich dieselben erkennen. Dem entsprechend steht der Inhalt zweier auf einander folgenden Zellen in keiner sehr engen Verbindung. Bei Alkoholmaterial ist diese in der Regel schon durch die Contraction unterbrochen. Bei Auflösung der Zellwände mittelst starker Schwefelsäure wird der Inhalt nicht als continuirlicher Strang frei, wie es immer bei den Cichoriaceen der Fall ist. Vielmehr zerfällt er in einzelne, den Zellenelementen entsprechende Stücke. Die perforirten Querwände zeigen oft eigenthümliche Verdickungsleisten, die einen kreisförmigen Querschnitt haben.

Der Inhalt dieser Milchsaftgefäße ist verhältnismäßig durchsichtig und desshalb ist es sehr leicht zu constatiren, dass jede Zelle einen Zellkern besitzt. Mit Hämatoxylin behandelt, werden diese Zellkerne eben so deutlich, wie die der Parenchymzellen, von denen sie sich in Nichts unterscheiden. Sie haben eine linsenförmige Gestalt und liegen einer Längswand der Zelle dicht an. Sie enthalten je ein ziemlich großes Kernkörperchen. Die Zellkerne sind zeitlebens erhalten. Ich habe sie selbst in ganz

Digitized by Google

alten Milchgefäßen gefunden, die schon in Desorganisation begriffen waren.

Die Parenchymzellen der secundären Rinde führen eine Menge zusammengesetzter Stärkekörner, die schon in den neulich aus dem cambialen Zustande herausgetretenen Zellen gebildet werden. In den Zellen der Milchsaftgefäße fehlen dieselben von vornherein gänzlich, was die Unterscheidung der jungen Anlagen sehr erleichtert.

Auf noch einen, die Vertheilung betreffenden Punkt möchte ich gelegentlich aufmerksam machen. Ich habe mich wiederholt überzeugt, dass Milchsaftgefäße auch im Holzkörper der Wurzel vorkommen, und zwar nicht nur in den Markstrahlen, sondern auch unter den Tracheen. Diese Erscheinung ist keineswegs allgemein, jedoch kommt sie häufig genug vor. Ich muss daher die Behauptung Hanstein's, dass bei den Papaveraceen »zwischen die gedrängten Zellen und Gefäße der Holzbündel selbst keine eigentlichen Milchsaftgefäße eindringen« [1]), für unrichtig erklären. Hanstein nämlich ist der Meinung, dass die häufig vorkommenden, mit Milchsaft gefüllten Tüpfelgefäße für Milchsaftgefäße gehalten worden sind. Ich habe diese letzteren selbst öfters gesehen. Ihre stark verdickten, getüpfelten Wände haben mit denen der wahren Milchsaftgefäße gar keine Ähnlichkeit. Auch an Größe und an anderen Eigenschaften sind sie ganz verschieden, so dass eine Verwechselung kaum eintreten könnte, selbst wenn der Milchsaft »stark gefärbt« wäre, was an den betreffenden Stellen nicht der Fall war. Zuweilen, aber äußerst selten, stehen die Milchsaftgefäße, die in allen Fällen viel weniger zahlreich im Holzkörper als in der Rinde sind, mit Tracheen unmittelbar in Berührung.

Die Resultate meiner leider sehr fragmentarischen Untersuchungen lassen sich in folgenden Worten zusammenfassen:

1) Es ist durch direkte Beobachtung nachgewiesen worden, dass die Milchsaftgefäße der untersuchten Pflanzen aus Zellenreihen entstehen, deren Querwände, und wo zwei Gefäße neben einander liegen, auch zum Theil die Seitenwände allmählich resorbirt werden. Die Resorption findet in der Regel sehr frühzeitig statt: bei der Keimpflanze während der ersten Stadien der Keimung, in der secundären Rinde kurz nachdem die betreffenden Zellen von dem Cambium abgeschieden sind.

2) Die Verbindung zwischen entfernteren Milchgefäßen findet auf zweierlei Weise statt: theilweise mittelst quer verlaufender Reihen mit einander verschmelzender Zellen, theilweise mittelst Ausstülpungen, die mit einander verwachsen und schließlich Verbindungskanäle bilden, ähnlich wie bei den Conjugaten.

---

1) l. c. S. 77.

Digitized by Google

3) Schon ehe die Querwände aufgelöst werden, haben die Zellen einen charakteristischen Inhalt, worin Milchsaft wahrscheinlich vorhanden ist.

Ich kann meine Arbeit nicht schließen, ohne dass ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrath Professor v. Sachs, für seine, während meiner Untersuchungen mir stets zu Theil gewordene freundliche Unterstützung meinen herzlichen Dank ausspreche.

Digitized by Google

XXVI.

Über die
Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus.

Von

A. Zimmermann.

Die Brutknospen von Marchantia und Lunularia sind bekanntlich vollkommen symmetrisch gebaut, und es ist bei ihnen lediglich von äußeren Agentien abhängig, an welcher Seite die Wurzelhaare auswachsen. Ihr Thallus ist hingegen dorsiventral und besitzt eine anatomisch ganz verschiedene Ober- und Unterseite, von denen die erstere durch die eigenthümlichen Spaltöffnungen, die letztere durch die Wurzelhaare und blattähnlichen Gebilde hinreichend charakterisirt ist. Es wird jedoch auch bei ihm, wenn er aus der Brutknospe hervorwächst, nur von äußeren Faktoren bestimmt, welche Seite zur Ober- und welche zur Unterseite werden soll.

Es ist nun die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, nachzuweisen, in wie weit das Licht bei diesen Vorgängen mitwirkt. Es ist zwar bereits im Jahre 1871 eine ausführliche Untersuchung über diesen Gegenstand von W. Pfeffer veröffentlicht [1]; aber ich glaube nach meinen Experimenten die Angaben Pfeffer's betreffs des ersten Punktes wesentlich erweitern zu müssen; bezüglich des letzteren kann ich dieselben jedoch nur durch ein ebenso einfaches als beweisendes Experiment bestätigen.

Um nun zunächst das Auswachsen der Wurzelhaare zu besprechen, so glaubt Pfeffer zu der Annahme berechtigt zu sein, dass dasselbe nur insofern vom Lichte abhängig sei, als im Dunkeln Wurzelhaare entweder gar nicht oder nur sehr spärlich gebildet werden. Die Seite, auf der die Wurzelhaare hervorwachsen, soll nur durch die Lage im Verhältnis zum Erdradius und durch die Berührungsfläche mit festen Körpern bestimmt sein, und zwar in der Weise, dass («natürlich unter Voraussetzung der unentbehrlichen Entwickelungsbedingungen») auf der dem Erdmittelpunkte zu-

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. I, Heft 1.

gewandten Seite sich unter allen Umständen Wurzelhaare bilden, während andauernde Berührung mit einem soliden Körper auch auf der dem Zenith zugekehrten Seite Wurzelhaare hervorrufen kann. Bezüglich des letzteren Punktes hebt Pfeffer dann noch ausdrücklich hervor, dass Contact mit Wasser nicht in derselben Weise wie der mit einem festen Körper wirkt.

Diese Angaben glaube ich nun dahin corrigiren zu müssen, dass neben der Schwerkraft und der Contactwirkung auch das Licht einen beträchtlichen Einfluss auf das Auswachsen der Wurzelhaare ausübt, was, wie gesagt, von Pfeffer auf das Bestimmteste negirt wird.

Die Experimente, durch die ich die Richtigkeit dieser Behauptung unzweifelhaft glaube beweisen zu können, habe ich einfach in der Weise angestellt, dass ich Brutknospen in sogenannten Krystallisirschalen auf Wasser schwimmen ließ und diese theils nur von oben, theils nur von unten beleuchtete. Letzteres wurde dadurch erzielt, dass ich diese Schalen auf einen aus Draht geflochtenen Dreifuß stellte und einen kleinen Spiegel darunter und einen größeren unter geeignetem Winkel davor legte. Alles Licht von oben wurde dabei durch einen Cylinder aus schwarzem Papier, der die Oberfläche und die Seitenflächen der Schale umgab, abgehalten.[1] Auch wurden diese Versuche, um eine größtmögliche Helligkeit zu erzielen, alle an einem geöffneten Südfenster ausgeführt. Die nachherige Prüfung der Brutknospen musste, da es mir besonders auf die ersten Anlagen ankam, sämmtlich mit dem Mikroskop vorgenommen werden, und zwar geschah dies, um die Brutknospen leicht umdrehen zu können, stets in der Weise, dass ich dieselben zwischen zwei Deckgläschen legte. Um die individuellen Verschiedenheiten zu eliminiren, wurden natürlich stets eine große Anzahl von Brutknospen bei jedem Versuche verwandt.

Es ist nun klar, dass, wenn die Pfeffer'schen Angaben richtig sein sollen, es ganz gleichgültig sein muss, ob ich nur von unten, oder nur von oben Licht zuließ, dass dann stets — wie dies auch von Pfeffer behauptet wird (cf. die Anmerkung) — nur auf der Unterseite Wurzelhaare hervorwachsen dürfen. Dass dies jedoch keineswegs der Fall ist, mag aus folgenden genaueren Daten hervorgehen:

Am 19. Mai wurden zahlreiche Brutknospen bei kaltem, aber klarem Wetter unter Mittag in der beschriebenen Weise auf Wasser gesetzt, und zwar so, dass sie nur von unten her Licht erhielten; nach 21 Stunden wurde dann an 12 derselben die Zahl der ausgewachsenen Wurzelhaare

1) Eine ähnliche Methode wurde zwar auch bereits von Pfeffer angewandt (cfr. l. c. pag. 87), aber mit ganz anderen Resultaten. Der Grund dieser Verschiedenheit dürfte vielleicht darin zu suchen sein, dass der genannte Autor mit zu schwachem Lichte operirte. Wenigstens glaubt sich Herr Prof. Dr. J. v. Sachs, nach einer mündlichen Mittheilung, auf das Bestimmteste zu erinnern, dass jedenfalls der größte Theil seiner Versuche an den Nordfenstern des hiesigen Laboratoriums ausgeführt wurde.

Digitized by Google

festgestellt, diese ergab in Summa 39 auf der Ober- und 4 auf der Unterseite; es hatte also im Mittel jede Brutknospe 3,3 Wurzelhaare auf der Ober- und 0,3 auf der Unterseite gebildet. Nach 10 weiteren Stunden gaben 16 andere im Mittel auf der Oberseite die Zahl 9, auf der Unterseite die Zahl 2,2, und endlich nach 22 weiteren Stunden 11 andere ebenfalls im Mittel 9,5 auf der Oberseite und 2,9 auf der Unterseite.

Ein ähnliches Resultat ergab ein am 20. Mai angestellter Versuch, nur war während desselben der Himmel nicht so klar und namentlich am folgenden Tage ganz dicht bewölkt. Es wurde hier aber noch in so fern ein Controlversuch angestellt, als ich andere Brutknospen aus denselben Körbchen von unten verdunkelte und von oben beleuchtete. Bei diesem Versuche hatten nach 24 Stunden von den letzteren 29 im Mittel 5,8 Wurzelhaare auf der Unterseite auswachsen lassen, und nur eine hatte auch auf der Oberseite Wurzelhaare gebildet: diese hatte 13 auf der Unter- und 4 auf der Oberseite. Von denen dagegen, die von unten beleuchtet, von oben aber verdunkelt waren, hatten 15 im Mittel 2,7 auf der Oberseite und 2,3 auf der Unterseite gebildet.

Um nun aber noch darüber ins Klare zu kommen, in wie weit bei den bisherigen Versuchen die Dunkelheit der Nacht mitgewirkt hatte, wurden am 25. Mai schon um 4 Uhr Morgens wieder in derselben Weise eine große Anzahl von Brutknospen ausgesäet und dann noch an demselben Tage zwischen 7 und 8 Uhr Abends untersucht. Da die Temperatur an diesem Tage bis auf 25° C. stieg, war es in der That auch schon möglich, eine große Anzahl von Wurzelhaaren deutlich zu erkennen: es waren von den von unten beleuchteten im Mittel 5,3 auf der Ober- und 4,4 auf der Unterseite gebildet, wobei die Anzahl der zur Zählung benutzten Brutknospen 29 betrug. Von denjenigen dagegen, die nur von oben Licht erhielten, waren im Mittel von 20 Brutknospen 3,7 auf der Unterseite ausgewachsen, nach oben hin hatte nur eine 2 Wurzelhaare getrieben. Es zeigt sich also, dass in der That das Hervorwachsen der Wurzelhaare nicht allein vom Lichte abhängig ist, dass vielmehr noch andere äußere Faktoren — und in unserem Falle wohl unzweifelhaft die Schwerkraft — bestimmend auf dieselben einwirken. Dass aber das Licht einen bedeutenden Einfluss auf dieselben ausübt, geht eben so bestimmt aus denselben hervor, und es ist bei allen Versuchen noch besonders zu berücksichtigen, dass die nach oben auswachsenden Wurzelhaare nicht nur der Schwere entgegenwachsen mussten, sondern auch höchst wahrscheinlich noch dadurch im Nachtheile waren, dass sie in die — allerdings feuchte — Luft hineinwachsen mussten, während die anderen sich direkt ins Wasser herabsenkten.

Bevor ich dies Thema verlasse, will ich nur noch bemerken, dass die hier angeführten Versuche mit Marchantiabrutknospen gemacht wurden, dass aber nach anderen Versuchen, die ganz ähnliche Resultate ergaben, auch die Brutknospen von Lunularia ganz dasselbe Verhalten zeigten.

Digitized by Google

Gehen wir nun zu dem zweiten der beiden oben erwähnten Punkte, der Orientirung der aus der Brutknospe hervorwachsenden dorsiventralen Sprosse über, so bin ich hier allerdings in der Lage, die von Pfeffer aus anderen Experimenten abgeleitete Regel, dass die organische Oberseite derselben stets auf der dem Lichte zugekehrten Seite entsteht, vollkommen zu bestätigen, und zwar ebenfalls durch Wasserculturen. Nur konnte ich bei denselben natürlich kein reines Quellwasser anwenden, sondern bediente mich einer Nährstofflösung von 0,1—0,3 Procent. Auch hier war es mir möglich, durch intensive Beleuchtung ganz andere Resultate zu erlangen, als die von Pfeffer angegebenen. Dieser sagt nämlich in dieser Beziehung:

»Brutknospen, welche auf Wasser schwimmend cultivirt werden, treiben auffallend schmale, bandförmige Seitensprosse. — Die Oberseite der auf Wasser gebildeten Sprosse von Marchantia ist durch die Unfähigkeit, Wurzelhaare erzeugen zu können, und stellenweise vorhandene Intercellularräume, sehr wohl ausgezeichnet, doch haben sich bei meinen Culturen niemals Spaltöffnungen gebildet; übrigens habe ich mir auch keine besondere Mühe gegeben, deren Bildung zu erzielen.«

Nach den neuesten Untersuchungen von Sachs[1]) über diesen Gegenstand konnte es nun schon an und für sich kaum zweifelhaft erscheinen, dass diese Abweichungen vom normalen Bau lediglich der mangelhaften Beleuchtung zuzuschreiben sind, und es schien wahrscheinlich, bei intensiverer Beleuchtung günstigere Resultate zu erlangen. In der That gelang es mir nun auch auf diese Weise, aus zahlreichen Brutknospen sich Pflänzchen entwickeln zu sehen, die alle Differenzirungen eines normalen Marchantiathallus zeigten und eine Breite von 2—3 mm erreichten; nur zur Bildung von irgend welchen Fortpflanzungsorganen habe ich es zur Zeit noch nicht bringen können. Die Spaltöffnungen lagen hierbei, wenn nur von unten Licht zutrat, stets auf der dem Wasser zugekehrten Seite und die Wurzelhaare und Blattgebilde auf der entgegengesetzten. Dass bei Beleuchtung von oben her die Spaltöffnungen sich auch bei Wasserculturen stets auf der Oberseite bilden, ist selbstverständlich. Es ist also auch hiermit ein neuer Beweis dafür geliefert, dass das Licht bei der Ausbildung eines so hoch entwickelten Thallus, wie der einer Marchantia, eine so hervorragende Rolle spielt.

Es verhielten sich übrigens auch in diesem Falle Marchantia und Lunularia vollkommen gleich.

Schließlich sei noch bemerkt, dass diese Erscheinungen unzweifelhaft den jüngst von Leitgeb[2]) an Farnprothallien constatirten Thatsachen an die Seite gestellt werden müssen, die eigentlich die Veranlassung meiner Un-

---

1) Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II, pag. 236 f.

2) Cf. Flora 1879, No. 20.

Digitized by Google

tersuchung waren. Nur haben wir es bei den Farnprothallien bei weitem nicht mit so differenzirten Gewebesystemen zu thun, und es scheint auch noch insofern eine Verschiedenheit zwischen diesen und den Lebermoossprossen zu bestehen, als letztere nach den vorliegenden Beschreibungen, wenn ihre Dorsiventralität einmal ausgebildet ist, keiner Umkehr mehr fähig sein sollen und nur bei ihrer Ausbildung aus der Brutknospe die Orientirung der Ober- und Unterseite von äußeren Faktoren abhängig sein soll, während die Farnprothallien zeitlebens einer Umkehr fähig sind, ja sogar nach Prantl[1]) auf beiden Seiten zugleich Archegonien bilden können. Ob es jedoch unter geeigneten Bedingungen nicht doch vielleicht möglich sein wird, auch einen Lebermoosthallus zur Umkehr zu bringen, möchte ich vor Vollendung der bereits begonnenen Versuche unentschieden lassen.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Würzburg ausgeführt, und ich ergreife hiermit die Gelegenheit, Herrn Hofrath Prof. Dr. J. von Sachs für die freundlichen Rathschläge, die er mir im Laufe derselben gütigst ertheilt hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Würzburg, Juni 1880.

---

1) Bot. Zeitung 1879, pag. 719.

XXVII.

Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Achsen und Wurzeln.

Von

Dr. E. Detlefsen.

(Aus dem Michaelis-Programm der Gr. Stadtschule zu Wismar 1881.)

Mit Tafel XIII.

Alle Pflanzentheile, deren Protoplasma eingeschlossen ist von festen Membranen, wachsen bekanntlich nur dann, wenn diese Membranen mehr oder weniger gespannt sind. Ist doch das die Vergrößerung einer Zelle bedingende Flächenwachsthum ihrer Haut, gleich allem Wachsthum durch Intussusception, aufzufassen als eine durch die bestehenden Spannungen hervorgerufene stetige Überschreitung der Elasticitätsgrenze der wachsenden Haut, die eine Einlagerung neuer Zellstoffmassen in die erweiterten Zwischenräume zwischen den schon vorhandenen ermöglicht.[1]) Wenn auch die Haut jeder lebenden, sich unter normalen Bedingungen befindenden Zelle gespannt ist, so ist doch offenbar sowohl in jeder Zelle zu verschiedenen Zeiten als auch gleichzeitig in verschiedenen Zellen desselben Pflanzentheiles die Intensität dieser Spannung ungleich. Der das Turgesciren der Zelle bedingende hydrostatische Druck des Zellsaftes gegen Protoplasma und Zellhaut ist nur dadurch möglich, dass der Zellsaft eine verdünnte wässerige Lösung ist und dass die innere, an den Zellsaft angrenzende Schicht des Protoplasmas als Niederschlagsmembran[2]) zwar dem Wasser ungehinderten Eintritt in den Innenraum der Zelle gestattet, andererseits aber dem Austritt des Zellsaftes aus der Zelle einen bedeutenden Filtrationswiderstand entgegensetzt. Wächst der Druck in der Zelle, so nimmt auch die Menge des hinausgepressten Wassers zu. Daher kann denn auch in einer

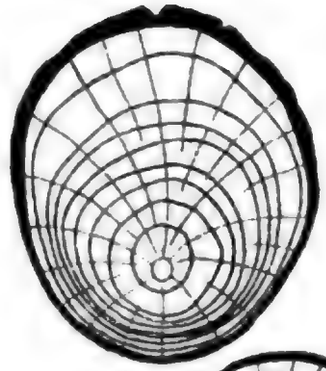
1) Sachs, Lehrb. d. Bot. 4. Aufl., pag. 762 ff.

2) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. 1. Aufl., pag. 552 u. 553; vgl. ferner Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877.

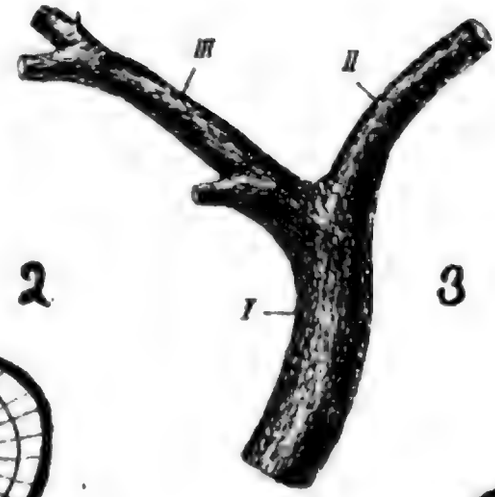
Digitized by Google

Tafel XIII.

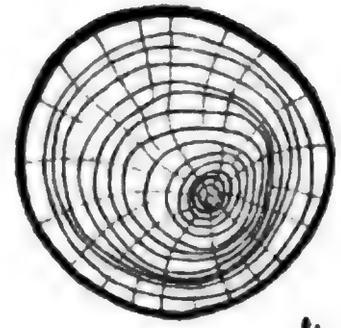
1



2

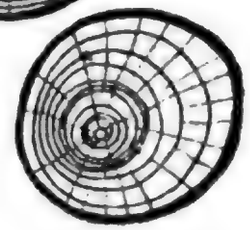


3

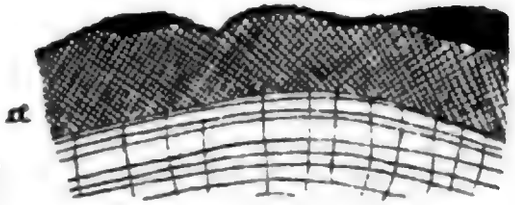


4

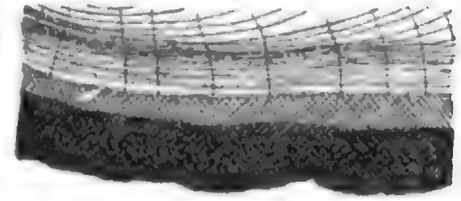
5

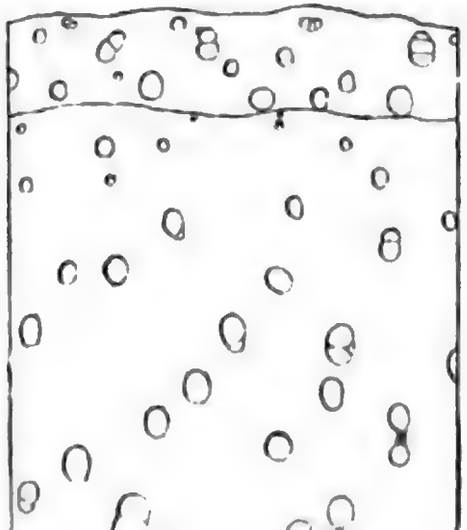


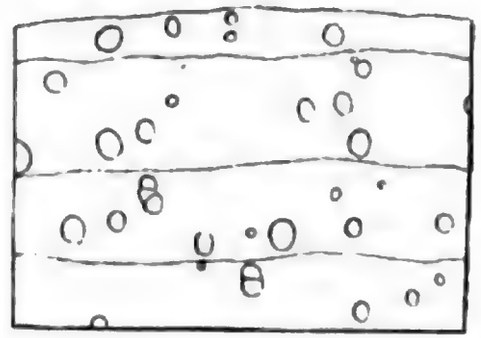
6



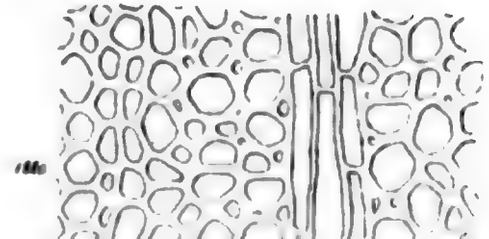
7



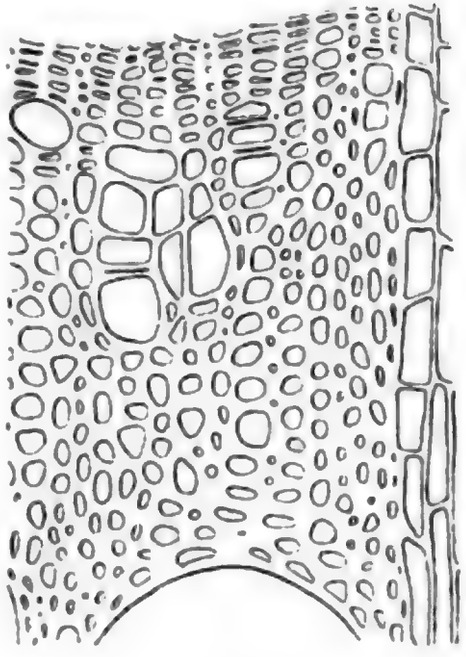




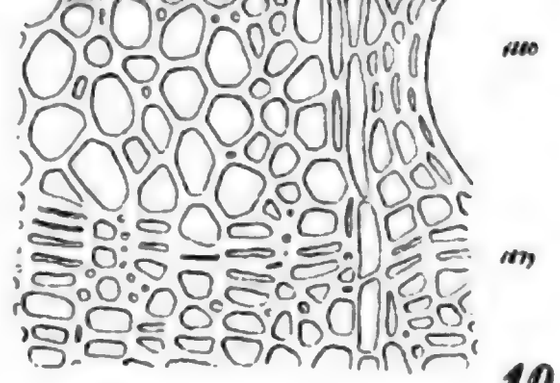
9



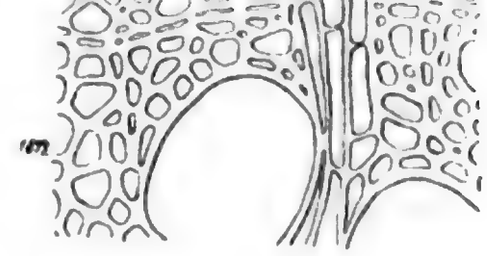
Digitized by Google



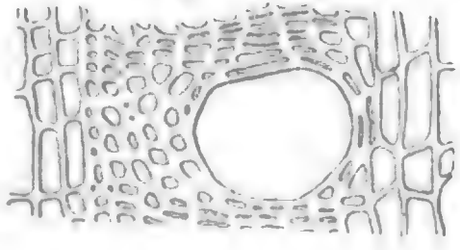
12



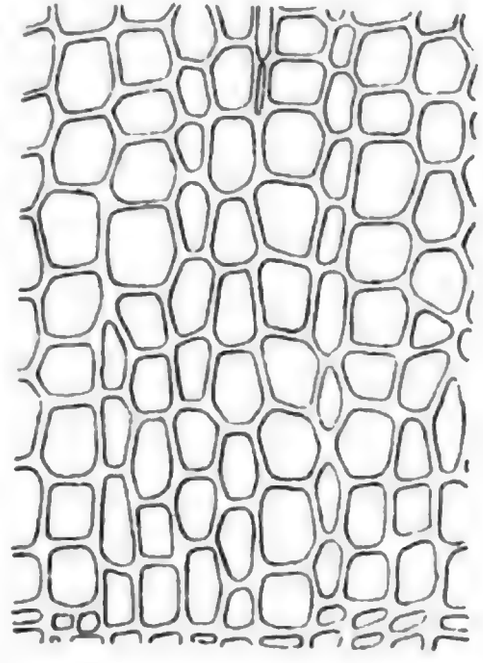
10



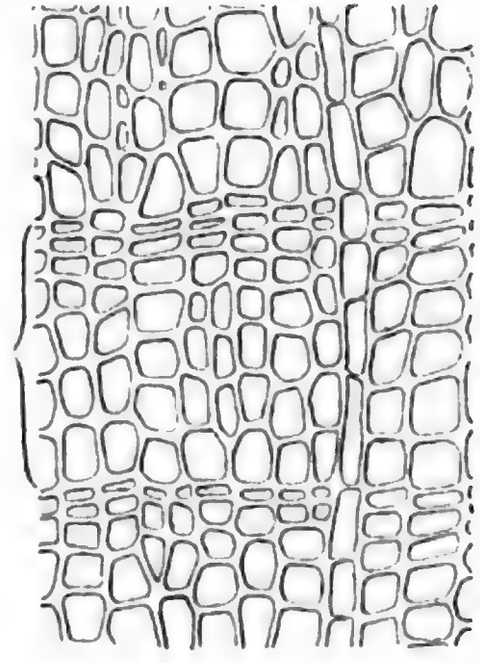
11



13



14



15

Digitized by Google

lebenden Pflanzenzelle der Turgor nicht unbegrenzt sich steigern, sondern es wird sehr bald ein Maximum der Spannung eintreten, wo dann in der Zeiteinheit eben so viel Wasser hineindiffundirt in die Zelle, als durch den in derselben herrschenden Druck wieder herausgepresst wird. Dies ist immer festzuhalten, wenn es sich darum handelt, die durch Druck oder Zerrung hervorgebrachten Änderungen im Wachsthum eines Pflanzentheiles zu verstehen. Eine Steigerung des Turgors einer Pflanzenzelle kann durch äußeren Druck nur dann bewirkt werden, wenn der Turgor das durch die wasseranziehende Kraft des Zellsaftes und den Filtrationswiderstand des Protoplasmas bedingte Maximum noch nicht erreicht hat. Durch Dehnung eines Gewebes wird das Volumen der einzelnen Zellen etwas vergrößert, dennoch ist eine Abnahme des Turgors noch nicht ohne Weiteres hieraus abzuleiten, denn wenn die gedehnten Zellen nur genügend Wasser zugeführt erhalten, wird der Druck des Inhaltes auf die Haut sich doch wieder bis zu dem unter den gegebenen Umständen erreichbaren Maximum steigern. Wir können daher bei einer Untersuchung des Einflusses von Druck und Dehnung auf das Wachsthum den Turgor der diesen Einflüssen unterliegenden Zellen als durch dieselben nicht verändert ansehen.

Es ist also klar, dass die Haut einer Zelle, die durch mit ihr verbundene stärker wachsende Zellen in bestimmter Richtung einem Zuge unterworfen ist, in dieser Richtung ein stärkeres Wachsthum zeigen muss als in andern, da sie ja in dieser Richtung durch zwei in gleichem Sinne wirkende Kräfte gedehnt wird. Es kommt sogar vor, dass Zellen, deren Turgor nicht bedeutend genug ist, um ein Wachsthum ihrer Häute zu veranlassen, dennoch unter dem Einflusse eines auf sie ausgeübten Zuges ein beträchtliches Wachsthum zeigen, z. B. die Rindenzellen beim secundären Dickenwachsthum von Stämmen und Wurzeln.[1]) Ist eine turgescirende Zelle dagegen einem von außen auf sie einwirkenden Drucke ausgesetzt, so hält ein mehr oder minder großer Theil der durch den Turgor entwickelten Energie diesem Drucke das Gleichgewicht, und nur der Rest bewirkt eine Dehnung der Zellhaut, die um so geringer ausfallen muss, je größer der auf die Zelle einwirkende äußere Druck ist. Es wird also eine bedeutendem Drucke ausgesetzte Zelle in der Richtung dieses Druckes auch nur ein geringes Wachsthum zeigen können, was bei dem causalen Zusammenhange zwischen Dehnung der Zellhaut und Wachsthum derselben ohne Weiteres einleuchtend ist. Bei sich steigerndem Drucke muss offenbar ein Zustand eintreten, wo die Differenz des von außen auf die Zelle einwirkenden Druckes und der dehnenden Kraft des Turgors so gering ist, dass die Dehnung der Zellhaut ihre Elasticitätsgrenze nicht mehr erreicht.

---

1) Andere Beispiele für dieses Verhalten findet man in einer früheren Arbeit von mir: »Über Dickenwachsthum cylindrischer Organe. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. II, pag. 18 ff.

Digitized by Google

Unter diesen Umständen wird das Wachsthum der Zelle sistirt und es kann nur wieder beginnen, wenn entweder durch Änderung in der Zusammensetzung des Zellsaftes oder im Filtrationswiderstand des Protoplasmas das Maximum des Turgors der betreffenden Zelle sich erhöht, oder wenn der Druck nachlässt. Übersteigt endlich der Druck auf eine Zelle das Maximum des Turgors derselben, so wird sie zusammengedrückt, ein Fall, der durchaus nicht selten ist. Im Umkreise großer Gefäße liegen fast immer Zellen, die bis zum Verschwinden ihres Lumens durch dieselben zusammengedrückt sind (vergl. Fig. 10 und 11), ein Beweis dafür, dass das Maximum des Turgors in verschiedenen demselben Gewebe angehörenden Zellen so verschieden ist, dass eine Zelle im Stande ist, ihr Lumen auf mehr als das Hundertfache zu vergrößern unter einem Drucke, der die andere collabiren lässt. Oft unterliegen sogar ganze Gewebeschichten diesem Schicksal, z. B. findet man eine solche Schicht zerdrückter Zellen in der primären Rinde sehr vieler Gewächse mit cambialem Dickenwachsthum. Die Zellen collabiren hier meistens dann, wenn der Cambiumring sich ausbildet.

Am deutlichsten lässt sich der Einfluss des Druckes auf das Wachsthum der Zellen erkennen an den Pflanzentheilen mit secundärem Dickenwachsthum, hervorgerufen durch das aktive [1]) Wachsthum einer im Innern desselben gelegenen Zellenschicht, die von de Bary als Jungzuwachszone bezeichnet wird. [2]) Die durch ihr Wachsthum hervorgerufene Dehnung der Rinde bedingt einen Druck derselben auf die inneren Gewebeschichten, der, am geringsten im Frühling, sich während der Vegetationsperiode stetig steigert und sein Maximum im Herbste erreicht. Die Wirkung dieses Druckes auf das Wachsthum des Cambiums, sowie auf das Wachsthum und die Differenzirung des Jungholzes wurde von de Vries [3]) auf experimentellem Wege dargethan, indem er den Druck auf die wachsenden Gewebe dünner holziger Zweige entweder durch Umwickeln derselben mit Bindfaden steigerte oder durch Längsschnitte verminderte. Wenn man den Bindfaden gleich anfangs sehr fest anzieht, kann man dadurch den Druck auf das Cambium so steigern, dass ein ferneres Wachsthum desselben unmöglich wird. Auch wenn der Bindfaden weniger fest angelegt wird, zeigt sich die Wirkung des sich stetig steigernden Druckes in einer Verminderung der Holzbildung, in geringerer Weite der Elemente des Holzkörpers und in einer veränderten Zusammensetzung desselben. Unter dem künstlich vergrößerten Drucke auf die Zellen der Zuwachszone vermindert sich

---

1) Über den Unterschied von aktivem und passivem Wachsthum siehe: Dickenwachsthum cylindr. Organe, pag. 41.

2) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, pag. 479.

3) Flora 1872, pag. 241 ff. — Archives Néerlandaises, T. XI (1876), pag. 1—50. — Eine vorläufige Mittheilung der Resultate der letzteren Untersuchung findet man Flora 1875, pag. 97—102.

Digitized by Google

die Dehnung ihrer Häute durch den Turgor, und die Folge davon ist eine Verminderung ihres Wachsthums, die für das Cambium eine geringere Zahl von Theilungen in derselben Zeit, für das Jungholz eine geringere definitive Größe der sich ausbildenden Elemente bedingt. Auch auf die Differenzirung der einzelnen Elemente des Holzkörpers ist die Vermehrung des Druckes von Einfluss. Besonders hervortretend ist, dass sich bei vermehrtem Druck viel weniger Gefäße bilden, als unter normalen Verhältnissen. Oft unterbleibt deren Bildung unter diesen Umständen vollständig.

Umgekehrt bedingt eine Verminderung des Rindendruckes, hervorgerufen durch Längsschnitte, welche die Rinde auseinander klaffen lassen, durch vermehrte Dehnung der Zellhäute ein kräftigeres Wachsthum derselben, dessen Folgen man erkennt in reichlicherer Holzbildung, beträchtlicherer Größe der Holzelemente und größerer Zahl der Gefäße.

Da also jede Steigerung des Rindendruckes eine Verminderung des cambialen Dickenwachsthums zur Folge hat, so ist es klar, dass für jede mechanische Erklärung des ungleichen Dickenwachsthums verschiedener Seiten von Ästen, Stämmen und Wurzeln eine Untersuchung der Rindenspannung an den verschiedenen ungleich ausgebildeten Seiten der betreffenden Organe unerlässlich ist.

Man nennt oft das Cambium eine auf dem Querschnitte kreisförmige Zellschicht und bezeichnet dem entsprechend die bei allseitig gleichem Wachsthum daraus entstandenen Holz- und Rindenschichten als concentrisch. Es finden sich auch in der That Querschnitte, auf die diese Bezeichnung sich leidlich gut anwenden lässt. In den meisten Fällen sind aber nicht bloß die einzelnen, aus dem Cambium hervorgehenden Schichten weit entfernt von kreisförmiger Gestalt, sondern es ist auch die Intensität des Dickenwachsthums auf verschiedenen Seiten desselben Organs eine sehr verschiedene, so dass oft der auf der einen Seite desselben während eines Jahres gebildete Zuwachs den der anderen Seite um das Fünf- bis Zehnfache an Dicke übertrifft. Besonders auffallend sind diese Verhältnisse an Baumästen. Schimper [1]) machte zuerst auf dieselben aufmerksam, und zwar bezeichnete er Pflanzen, bei denen er Äste mit stärker entwickelter Oberseite gefunden hatte, als epinastisch, solche, deren Unterseite dicker war, als hyponastisch, endlich solche, bei denen zwei Flanken stärker entwickelt gefunden wurden, als diplonastisch. Hofmeister erwähnt diese Beobachtungen in seinem Handbuch [2]) und steht nicht an, das, was Schimper Hyponastie und Epinastie nennt, als Wirkungen der Schwere zu

1) Kurzes Referat von A. Braun darüber in den Berichten der 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen, 1854.

2) pag. 604 und 605.

Digitized by Google

bezeichnen. Gründe hierfür werden von ihm nicht angeführt. Jede auch nur oberflächliche Betrachtung der Querschnitte einer größeren Zahl von Zweigen desselben Baumes musste zeigen, dass neben den, an der Oberseite besonders stark entwickelten Zweigen auch solche sich finden, die auf der Unterseite stärker verdickt sind, die man also mit Schimper hyponastisch nennen müsste, also jedenfalls kann es sich hier nicht um eine direkte Wirkung der Schwere handeln, denn dann müsste die Ungleichheit doch an allen Ästen dieselben Seiten betreffen, es müssten dann also doch alle Äste oben oder alle unten stärker verdickt sein. Knv[1]) fand, dass sogar nicht selten auf demselben Querschnitte zwischen viele, auf der Unterseite stärker verdickte Jahrringe des Holzkörpers auch einmal einer eingeschaltet ist, der auf der entgegengesetzten Seite stärker verdickt ist, oder dass die ersten Jahrringe auf der Unterseite stärker entwickelt sind und dann solche folgen, bei denen das entgegengesetzte Verhalten sich findet. Hierdurch findet er mit Recht die Ansicht, dass die direkte Einwirkung der Schwerkraft die alleinige Ursache dieser Ungleichheiten sei, genügend widerlegt. Die weitere Auseinandersetzung Knv's, die Einflüsse betreffend, von denen er vermuthet (theilweise gestützt auf Analogien mit den Wachsthumsverhältnissen anderer Pflanzentheile, deren Abhängigkeit von äußeren Einflüssen constatirt worden ist), dass sie modificirend auf das Dickenwachsthum der Äste, Stämme und Wurzeln einwirken könnten, glaube ich übergehen zu dürfen, da es nur Vermuthungen sind.

Es ist überhaupt die Bezeichnung »Hyponastie« und »Epinastie« durchaus nicht ausreichend, der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen Rechnung zu tragen, denn wie oft findet man nicht Jahrringe, deren rechte oder linke Seite vorwiegend in die Dicke gewachsen ist! Auch die völlig analogen Verhältnisse des Dickenwachsthums von lothrechten Ästen, so wie von Stämmen und Hauptwurzeln, lassen sich nicht mit diesen Ausdrücken bezeichnen. Dazu kommt, dass in neuerer Zeit die beiden genannten Ausdrücke ebenfalls zur Bezeichnung von ganz anderen Verhältnissen[2]) benutzt werden. Es scheint daher passend, den Ausdruck »Hyponastie« und »Epinastie« im Sinne Schimper's nicht mehr anzuwenden und die ungleichmäßige Vertheilung des Dickenwachsthums, durch die das wachsende Organ eine excentrische Ausbildung erleidet, schlechthin als excentrisches Dickenwachsthum zu bezeichnen, ohne die oben genannten speciellen Fälle mit besonderen Namen zu belegen.

Zur vorläufigen Orientirung über die ungeheure Mannigfaltigkeit, die

---

1) Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers an beblätterten Sprossen und Wurzeln und seine Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, insbesondere von Schwerkraft und Druck. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, 20. März 1877.

2) de Vries, Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, pag. 252.

Digitized by Google

sich selbst an demselben Astquerschnitte beobachten lässt, sei auf die in Fig. 1—2 und 4—7 unserer Tafel wiedergegebenen Astquerschnitte verwiesen. Diese Zeichnungen wurden nach den Hölzern mit Hülfe durchsichtigen Papiers abgepaust. Wo die Grenzen der Jahrringe undeutlich waren oder die Markstrahlen nicht scharf genug hervortraten, wurde der Verlauf dieser Linien unter Anwendung einer starken Lupe mit einem harten, fein zugespitzten Bleistift markirt. Anfänglich habe ich die zu zeichnenden Querschnitte mit feinem Glaspapier glatt geschliffen. Doch füllt der beim Abschleifen sich bildende feine Staub die Lumina der großen Gefäße an und erschwert so das Erkennen derselben, wodurch bei manchen Hölzern, deren Herbstholz sich nur wenig in der Farbe vom Frühlingsholze unterscheidet, das Auffinden der Jahresgrenze erschwert und oft ganz unmöglich gemacht wird. Auch ist diese Methode, wenn man viele Querschnitte zu untersuchen hat, viel zu zeitraubend. Zur Herstellung von Demonstrationsobjekten für den Unterricht ist sie, wenn man passende Objekte auswählt, gut zu verwenden. Für die vorliegende Arbeit aber habe ich die Querschnittsflächen immer mit Hilfe eines sehr scharfen Messers geebnet.

Das erste Ziel der Untersuchung musste nach dem in der Einleitung Mitgetheilten sein, zu constatiren, ob in der Rindenspannung auf den verschiedenen Seiten desselben excentrisch wachsenden Organs sich Differenzen finden. Es scheint am einfachsten, hierzu die von G. Kraus[1]) angewandte Methode zu benutzen, d. h. aus der Verkürzung abgelöster Rindenringe auf die Kraft, mit der sie gespannt waren, einen Rückschluss zu machen, und diese Kraft einfach als der stattfindenden Verkürzung proportional zu betrachten. Das wäre jedoch nur dann möglich, wenn die Rinde desselben Organs ringsum nicht bloß dieselbe Dicke, sondern auch sonst genau dieselbe Beschaffenheit hätte. Dies ist nun keineswegs der Fall. In allen Fällen von etwas stärker ausgebildeter Excentricität des Holzkörpers findet man ebenfalls die secundäre Rinde auf der geförderten Seite stärker entwickelt, als auf der Seite des geringeren Holzwachsthums. Man vergleiche in dieser Beziehung die ersten Figuren unserer Tafel. Die Rinde ist hier durch Schraffirung vom Holz unterschieden, besonders deutlich tritt die Ungleichheit in der Dicke der Rinde hervor an dem in Fig. 2 dargestellten Querschnitt eines Astes von Salix viminalis. Da hier die Rinde auf der stärker entwickelten Oberseite des Astes mehr als doppelt so dick ist, als diejenige der Unterseite, so ist es klar, dass für beide die Kraft, die nothwendig wäre, um sie um dasselbe Stück auszudehnen, nicht dieselbe sein kann. Wegen der ungleichen Struktur der Rinde von verschiedenen Seiten desselben Organs ist es aber auch selbst bei bekannter Dicke derselben unmöglich, aus den bei der Ablösung eines Rindenringes

1) Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Bot. Ztg. 1867, p. 105 ff.

Digitized by Google

stattfindenden Verkürzungen die Größe der dehnenden Kraft zu messen. Ein besonders frappantes Beispiel der ungleichen Struktur der Rinde von verschiedenen Seiten desselben Astes zeigen die in Fig. 7a und 7b dargestellten Stücke von dem Querschnitt eines im Mittel 24 cm dicken Astes von Juglans regia. Die Borke ist in dieser Figur von der noch lebenden saftigen Rinde durch dunklere Schattirung unterschieden; dieselbe ist auf der geförderten Oberseite (7a) viel weniger stark entwickelt, als auf der zurückgebliebenen Unterseite (7b). Eine experimentelle Untersuchung der Rindenspannung nach der Methode von Kraus kann also für unsere Zwecke keine brauchbaren Resultate liefern, und wir müssen zusehen, ob sich nicht anderweitige Verhältnisse auffinden lassen, die einen Schluss über die Spannungen zwischen Jungzuwachszone und Rinde erlauben.

Nicht selten findet man an älteren Ästen und Wurzeln, besonders wenn dieselben krumm gewachsen sind, ein ungleiches Verhalten der äußeren, nicht mehr wachsthumsfähigen Schichten (Periderm, Borke). Je glatter die Rinde ist, desto deutlicher tritt dasselbe hervor. Auf einer Seite des Astes ist die Rinde ganz glatt und blank, auf der anderen ist sie durch feine, quer verlaufende Runzeln uneben; ein Verhalten, das nur eine einzige Deutung zulässt: die äußere Rindenschicht der glatten Seite ist stark gespannt, auf der anderen Seite dagegen ist diese nicht mehr wachsende Schicht zu groß für das innere Gewebe, sie muss also, da sie sich von demselben nicht trennen kann, Falten erhalten. Durchschneidet man Äste, Stämme der Wurzeln, die eine derartige Ungleichheit ihrer Rindenoberfläche auf verschiedenen Seiten zeigen, so findet man dieselben stets excentrisch gewachsen, Holz und Rinde sind auf der Seite, wo die Rindenoberfläche faltig ist, viel stärker entwickelt, als auf der entgegengesetzten. An einem Aste von Pinus silvestris, demselben, dessen Querschnitt in Fig. 1 dargestellt ist, fiel mir dies Verhalten zuerst auf. Nachher habe ich die eben aufgestellte Regel an hunderten von Beispielen bestätigt gefunden, von fußdicken Buchenstämmen bis herab zu Zweigen, deren Durchmesser den eines Gänsefederkieles wenig übertraf, an oberirdischen Organen und an Wurzeln. Wenn sich überhaupt äußerlich eine Ungleichheit in der Spannung der oberflächlichen Rindenschichten in der eben angegebenen Weise erkennen ließ: stets war es die im Wachsthum geförderte Seite, deren Rinde weniger gespannt war, als die der anderen, im Wachsthum zurückgebliebenen Seite. Hier war es also nicht die Ungleichheit des Dickenwachsthums, durch die eine ungleiche Rindenspannung hervorgerufen wurde, denn dann hätte das Maximum der Spannung doch auf der Seite maximalen Dickenwachsthums liegen müssen und nicht, wie es sich ausnahmslos ergab, auf der schwächer wachsenden Seite. Vielmehr ist die Ungleichheit des Druckes, dem die wachsenden Gewebe ausgesetzt waren, die Ursache des ungleichen Dickenwachsthums.

Wenn nun auch wohl der Analogieschluss gerechtfertigt ist, dass auch

Digitized by Google

in den Fällen, wo wir excentrisches Dickenwachsthum beobachten, aber doch in der angegebenen Weise nicht eine Ungleichheit des Rindendruckes nachweisen können, die Verhältnisse den oben beschriebenen vollkommen entsprechen, so war es doch nöthig, auch hier den Nachweis dafür zu liefern.

Es wurde von Sachs zuerst darauf hingewiesen [1]), dass im Falle ungleicher Dicke der Jahrringe des Holzkörpers, auf verschiedenen Seiten desselben, die ihn durchsetzenden Markstrahlen einen sehr eigenthümlichen Verlauf nehmen. Ihre Richtung ist dann nicht mehr senkrecht zur Begrenzungsfläche des Jahrringes, sondern sie bilden mit derselben spitze Winkel, die nach der Seite des stärkeren Dickenwachsthums hin geöffnet sind, während ihr Verlauf an den Stellen maximalen und minimalen Dickenwachsthums senkrecht zur Oberfläche der Jahrringe ist. Man kann das Gesetz auch so ausdrücken: Sind die Begrenzungsflächen der, während einer Vegetationsperiode gebildeten Holzschicht an einer Stelle parallel, so stehen die Markstrahlen hier senkrecht auf denselben. Divergiren diese Begrenzungsflächen aber nach irgend einer Seite, so neigen sich die Markstrahlen nach dieser Seite hinüber. Das entgegengesetzte Verhalten, also ein Hinüberneigen der Markstrahlen nach der Seite geringeren Wachsthums, kommt niemals vor. Man kann diesen Verlauf der Markstrahlen an den meisten Querschnitten excentrisch gewachsener Äste oder Wurzeln sehen, nur muss der Schnitt auch wirklich ein Querschnitt sein, d. h. genau senkrecht zur Längsrichtung der Holzelemente geführt sein, was keineswegs immer ganz leicht zu erreichen ist. Zahlreiche Beispiele bieten in dieser Beziehung unsere Figuren 2, 4, 6 und 7 dar, besonders Fig. 7b zeigt dies Verhalten in sehr auffallender Weise. In den Figuren sind natürlich von den überaus zahlreichen Markstrahlen nur wenige dargestellt, während die Begrenzungslinien der Jahrringe sämmtlich gezeichnet wurden. Die durch den Verlauf der Markstrahlen kenntlich gemachte allmähliche Verschiebung der wachsenden Elemente des sich verdickenden Organs nach der Seite des stärkeren Dickenwachsthums beweist, dass die Zellen hier für ihre Vergrößerung einen geringeren Widerstand zu überwinden haben. Indem jede Zelle des Cambiums nach derjenigen Seite hin sich stärker vergrößert, von der aus der geringere Druck auf sie wirkt, verändert sie allmählich ihren Platz, und die aus dem Cambium hervorgehenden Reihen der Holzelemente nehmen daher einen nach der Seite des geringeren Rindendruckes hin verschobenen Verlauf an.

Nicht bloß die Beschaffenheit der äußersten Rindenschichten und der Verlauf der in Reihen angeordneten Elemente des Holzkörpers beweisen, dass an den Stellen vermehrten Dickenwachsthums der Rindendruck stets vermindert ist, auch an der Struktur des Holzes lässt sich dies oft er-

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. II, pag. 193.

Digitized by Google

kennen. Man darf natürlich nicht erwarten, schon bei geringer Differenz in der Dicke der Holzschicht auf verschiedenen Seiten desselben Jahrringes gleich deutlich in die Augen springende Unterschiede im Bau der verschieden dicken Holzlagen erkennen zu können. In wenigen Fällen sind dieselben überhaupt so beträchtlich, dass sie, wenn man Querschnitte von verschiedenen Seiten desselben excentrisch gewachsenen Holzkörpers nach einander untersucht, gleich deutlich hervortreten, was sofort der Fall ist, wenn die Schnitte entweder neben einander im Gesichtsfelde des Mikroskops liegen, oder wenn man mit Hilfe der Camera lucida genaue Zeichnungen derselben bei der gleichen Vergrößerung herstellt. Von den so erhaltenen Figuren sind einige auf beigegebener Tafel reproducirt. Fig. 8, 9, 10 und 11 sind vergrößerte Querschnitte von dem Holze eines 24 cm dicken Astes von Juglans regia, von dessen Querschnitt Theile in Fig. 7a und b dargestellt sind, und zwar sind Fig. 8 und 10 der Seite geförderten Wachsthums (7 a) entnommen, während 9 und 11 von der Seite mit schmalen Holzringen herstammen (7 b). Die quer verlaufenden, unregelmäßig gebogenen Linien in Fig. 8 und 9 sind die Grenzen der Jahrringe, die Markstrahlen wurden hier nicht angegeben. Der obere Rand beider Figuren entspricht dem Umfange des Holzkörpers. In dem Holz der breiteren Seite des Jahrringes (Fig. 8) sind die Gefäße nicht bloß zahlreicher, sondern auch viel weiter, als in demjenigen der schmalen Seite. Auch die anderen Elemente des Holzes sind hier beträchtlich größer, wie eine Vergleichung von Fig. 10 und 11 zeigt. Sowohl die Elemente des im Frühling 1880 gebildeten Holzes, als auch diejenigen des Herbstholzes vom vorhergehenden Jahre sind in den breiten Theilen des Jahrringes weiter, als in den schmalen. Wenn daher an der schmalen Seite eines Jahrringes die Gefäße dichter zusammenliegen, als an der breiten Seite desselben, was man nicht selten findet, so beweist dies noch durchaus nicht, dass, wo die Gefäße weiter von einander entfernt sind, weniger Gefäße im Verhältnis zu den gleichzeitig entstandenen zelligen und faserigen Elementen sich gebildet haben, da hier die Zahl der zwischen den Gefäßen liegenden Holzelemente wegen deren größerer Weite ja auf derselben Fläche ebenfalls viel geringer ist. Die von H. v. Mohl beschriebenen [1]) Unterschiede in der Struktur von verschieden dicken Jahrringen desselben Stammes sind nicht gleich den eben für verschieden dicke Partien desselben Jahrringes beschriebenen.

Während aus Fig. 8 und 9 deutlich hervorgeht, dass die Gefäße in der breiteren Seite des Jahrringes viel weiter sind, als in der schmalen Seite desselben, lassen Messungen des mittleren Durchmessers der Gefäße dies Verhalten nicht hervortreten, sie führen sogar zu einem scheinbar

---

1) H. v. Mohl, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Zeitung 1862.

Digitized by Google

widersprechenden Resultate. 100 Messungen[1]) der Weite der Gefäße auf der im Mittel 0,60 mm breiten, geförderten Seite des äußersten Jahrringes von dem genannten Aste, ausgeführt mit Hilfe eines Okularmikrometers, ergaben die mittlere Weite der Gefäße zu 29,9 Theilstrichen (1 Theilstrich = 0,00327 mm), also zu 0,0978 mm. An der im Mittel 0,22 mm breiten dünnsten Stelle desselben Jahrringes ergaben 50 Messungen den mittleren Durchmesser der Gefäße zu 30,1 Theilstrichen = 0,0984 mm. Eine größere Zahl von Messungen war auf dieser Seite des Jahrringes unnöthig, weil die Gefäße hier viel weniger in ihrer Größe differiren, als auf der Seite des ausgiebigsten Wachsthums. Hierin liegt auch der Grund, dass unsere Messungen ein Resultat ergeben haben, das in direktem Widerspruch mit dem so leicht zu beobachtenden thatsächlichen Verhalten steht. Es ist dies sehr leicht zu erklären: der Durchmesser der Gefäße zeigt in der dicksten Partie des Jahrringes viel beträchtlichere Schwankungen als an den dünnen Stellen desselben; neben sehr weiten Gefäßen findet man hier auch viele sehr enge, besonders solche, die bei Anordnung in radialen Reihen durch gegenseitigen Druck in dieser Richtung stark abgeplattet sind, wodurch natürlich der mittlere Durchmesser der Gefäße des Holzes dieser Seite bedeutend herabgedrückt wird. Dies wird sofort klar durch die Betrachtung der folgenden kleinen Tabelle, in der angegeben ist, wie viele Gefäße bestimmten Durchmessers sich unter 50 auf der im Wachsthum geförderten Seite und auf der Seite geringsten Wachsthums befinden.

Theilstriche à 0,00327 mm	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60
Seite maximalen Wachsthums:	3	11	10	12	9	5
Seite minimalen Wachsthums:	1	5	12	25	7	0

Es ist aus dieser Tabelle und Fig. 8 und 9 ersichtlich, dass einestheils auf der Seite maximalen Dickenwachsthums mehr enge Gefäße gebildet werden, als auf der anderen Seite, dass andererseits aber auch die weiten Gefäße, die hier öfter in Gruppen zusammen liegen, durch gegenseitigen Druck sich stark abplatten, während die Dimensionen, die von den Gefäßen in den breiten Partien eines excentrischen Jahrringes erreicht werden, diejenigen der größten Gefäße in den schmalen Partien desselben Ringes weit übertreffen. Will man also Messungen benutzen, um die betreffenden Verhältnisse klar zu legen, so müssen die Resultate derselben in ähnlicher Weise, wie dies oben geschehen ist, tabellarisch geordnet

1) Von jedem Gefäß wurde stets sowohl der größte als auch der kleinste Durchmesser des Lumens bestimmt. Die 100 Messungen beziehen sich also auf 50 verschiedene Gefäße.

Digitized by Google

sein, während die Bestimmung des Mittels aus zahlreichen Messungen für den vorliegenden Zweck unbrauchbare Resultate liefert.

Auch Fig. 12 und 13, den Querschnitt verschiedener Seiten desselben Jahrringes von Vitis vinifera darstellend, bestätigen das Gesagte. Von der Seite des stärksten Wachsthums konnte freilich wegen des Raumes nur ein Theil gezeichnet werden, das Frühlingsholz mit den viel weiteren Zellen und den zahlreichen großen Gefäßen und ein Theil der mittleren Holzschicht sind weggelassen. Von einem der großen Gefäße dieses Holzes sieht man noch den äußeren Rand. Dasselbe war von elliptischem Querschnitt und würde sich, wenn vollständig ausgezeichnet, noch etwas über den unteren Rand der Fig. 13 erstreckt haben. Auf der Seite stärkeren Wachsthums (Fig. 12) sind die Gefäße zahlreicher und sämmtliche Elemente des Holzkörpers weiter als auf der andern Seite (Fig. 13); ein sicherer Beweis dafür, dass hier trotz der dickeren Rinde doch der Rindendruck viel geringer war als auf der Seite des geringsten Wachsthums.

Dasselbe wird bewiesen durch den in Fig. 14 und 15 vorliegenden Querschnitt eines ungleich dicken Jahrringes von Pinus silvestris. Während uns die Mitte von Fig. 15 den ganzen Jahrring an seiner dünnsten Stelle zeigt, konnte von der dicksten Stelle, da die Holzschicht hier einen Durchmesser von 0,67 mm hatte, nur das Frühlingsholz gezeichnet werden. Die Tüpfel habe ich als unwesentlich für unseren Zweck fortgelassen. Das aus diesen beiden Figuren erhellende Verhalten des Fichtenholzes von excentrischen Ästen — hier liegen im Frühlingsholz der dickeren Seite auf derselben Fläche sechs Querschnitte von Tracheiden, die im Frühlingsholz der dünneren Seite zehn solcher Querschnitte enthält — findet man aber durchaus nicht an allen untersuchten Exemplaren. Es tritt nur dann auf, wenn die Zellhäute an den Stellen maximalen und minimalen Wachsthums des Astes auch nahezu denselben Durchmesser haben. Bekanntlich zeichnet sich an den Ästen von Pinus silvestris die Unterseite dadurch aus, dass ein Theil derselben von dunklerer Farbe ist, und hier sind immer die Zellhäute viel stärker verdickt, als in den übrigen Partien des gleichzeitig gebildeten Holzes. Offenbar stehen Verdickung der Zellwand und Flächenwachsthum derselben in einem gewissen Antagonismus zu einander, denn die stark verdickten Zellen haben immer viel geringere Dimensionen ihres Querschnittes als die daneben liegenden, weniger dickwandigen desselben Jahrringes, was ja auch ganz verständlich ist, wenn man bedenkt, dass bei gleicher dehnender Kraft die Dehnung einer Zellhaut um so geringer ist, je dicker dieselbe wird. Trifft es sich nun, dass die Stelle maximalen Dickenwachsthums des Astes gerade an der Unterseite desselben liegt, so zeigen die Zellquerschnitte hier oft geringere Dimensionen als selbst an der Stelle minimalen Dickenwachsthums. Untersucht man dann aber den ganzen Umkreis des Jahrringes, so findet man die Größe der Zellen von der dünnsten Stelle des Holzes aus nach der dickeren hin allmählich zu-

Digitized by Google

nehmend, dann aber bei vermehrter Dicke der Wandung wird der Querschnitt der Zellen wieder kleiner. Also auch hier, und dafür sprechen ebenfalls die übrigen Verhältnisse, besonders die Beschaffenheit der Rindenoberfläche, auch hier an der Seite der bedeutendsten Entwickelung von Holz und Rinde die geringste Rindenspannung. Ähnliche Ausnahmen findet man auch in den Hölzern von Dicotyledonen. Auch hier beobachtet man nicht selten, trotz bedeutender Ungleichheit in der Dicke verschiedener Seiten der Jahrringe, doch keinen Unterschied in der Größe der Holzelemente, während sich im Verlauf der Markstrahlen und oft auch in der Beschaffenheit der Rindenoberfläche eine namhafte Differenz der Rindenspannung ausspricht. Es beweist dies eben nur, dass die Größe der Holzelemente nicht bloß von der Größe des Rindendruckes abhängig ist, sondern dass auch früher oder später eintretende Veränderungen der physikalischen Beschaffenheit der Zellhaut von Einfluss hierauf sind.

Da also stets auf der Seite reichlicherer Bildung von Holz und Rinde der Druck der umgebenden Gewebe auf die Zuwachszone vermindert ist, so folgt daraus, dass die Vermehrung des Zuwachses stets eine Folge der Verminderung des Druckes auf die wachsenden Gewebe ist, und es ist nun im Folgenden unsere Aufgabe, zu untersuchen, wie diese Verminderung des Rindendruckes zu Stande kommt.

Überall, wo an einem Stamme ein Ast entspringt, an den Ansatzstellen der Zweige und an denen der Nebenwurzeln findet man immer ein vermehrtes Dickenwachsthum. Von den Ursprungsstellen der dickeren Äste aus laufen meterlange Wülste den Stamm hinab[1]), ebenso findet man am unteren Ende des Stammes durch dicke, an demselben hinauflaufende Wülste die Ursprungsstellen der großen seitlich abgehenden Wurzeln kenntlich gemacht. Es ist ja bekannt, dass die Wülste sich überall auch an der Ursprungsstelle sehr dünner Zweige und Wurzeln finden, und dass sie immer nur gegen die Basis des betreffenden Organes hin eine größere Ausdehnung haben. Man findet also an den Ästen immer nur in der Richtung gegen die Wurzeln, an den Wurzeln umgekehrt in der Richtung gegen den Stamm verlaufende längere, stärker verdickte Stellen. Man findet auch über der Ursprungsstelle der Äste und seitlich von denselben, wie auch an den analogen Stellen der Wurzeln, durch vermehrtes Dickenwachsthum gebildete Wülste. Hier treten sogar die Wülste nicht selten zuerst auf, und auch später erreichen sie hier die bedeutendsten Dimensionen, die Ausbreitung derselben geschieht aber immer nur in der angegebenen Richtung, die zugleich die Längsrichtung der langgestreckten Elemente der Rinde ist,

---

1) Wenn Kraus l. c. pag. 117 findet, dass die Rindenspannung im Stamme unterhalb der Ursprungsstelle der Äste am größten ist und von dort nach unten continuirlich abnimmt, beweist dies eben nur, dass seine Methode, die Rindenspannung zu messen, fehlerhaft ist. Vgl. Sachs, Lehrb. IV. Aufl., pag. 763 u. 764.

Digitized by Google

denn oberhalb der Insertionsstelle eines Zweiges, und ebenso an der entsprechenden Stelle am Ursprunge der Nebenwurzel, verlaufen die Bastfasern u. s. w. der Rinde, eben so wie die faserigen Elemente des Holzes, quer zur Insertionsebene dieser Organe. Da dies Verhalten an allen Stämmen, Ästen und Wurzeln sich findet, deren Stellung gegen den Horizont sein möge, welche sie wolle, kann man zur Erklärung desselben nicht an Wirkungen der Schwerkraft oder des Lichtes denken. Auch die Annahmen, dass die zum Wachsthum nothwendigen Stoffe durch Diffusion sich leichter in der Längsrichtung der Rindenelemente als in deren Querrichtung fortbewegen, und dass ferner durch reichlichere Ernährung die Dehnbarkeit der Rinde erhöht werde, was dann ja die bestehende Verminderung des Rindendruckes und somit die Vermehrung des Dickenwachsthums verständlich machte, auch diese Annahmen genügen nicht zur Erklärung sämmtlicher Erscheinungen. Das Verhalten der Äste an den Ursprungsstellen der Zweige würde zwar mit diesen Hypothesen vereinbar sein, aber da eine wachsende Wurzel nur assimilirte Stoffe consumirt, also dem Stamme oder der Wurzel, an der sie entspringt, beständig solche Stoffe entzieht, so müsste, sollten die obigen Annahmen richtig sein, oberhalb der Ursprungsstelle einer Nebenwurzel nicht ein vermehrtes, sondern im Gegentheil ein vermindertes Dickenwachsthum statthaben.

Auch das Verhalten von solchen holzbildenden Internodien, deren Blätter gegenständig sind, spricht gegen diese Annahmen. Denn es müsste dann ja, so lange die Blätter assimiliren, die Jungzuwachszone an den beiden Seiten des Internodiums, wo oben die Blätter stehen, energischer wachsen als an den dazwischen liegenden Flanken desselben. Die jungen aus der Knospe heraustretenden Internodien von Aesculus hippocastanum, Acer platanoides und pseudo-platanus, Epilobium hirsutum und Syringa vulgaris, die ich in dieser Beziehung untersucht habe, sind durch den Druck der beiden in der Knospenlage ihnen anliegenden nächstälteren Blätter abgeplattet, so dass der größte Durchmesser jedes Internodiums in der Insertionsebene des am oberen Ende desselben stehenden Blattpaares liegt. Je älter das Internodium wird, desto mehr verschwindet aber diese Ungleichheit, während sie doch, wenn die obigen Annahmen richtig wären, immer mehr zunehmen müsste. Während der Ausbildung der ersten Schicht des secundären Holzes ist das Internodium meist noch etwas elliptisch, und diese Form behält das Mark nun auch für immer. Der Umfang des Internodiums nähert sich aber bei aufrechten geraden Zweigen immer mehr der kreisförmigen Gestalt, oder nimmt die durch die äußeren Verhältnisse bedingte excentrische Form an.

Die Erklärung des vermehrten Dickenwachsthums an den Ursprungsstellen seitlicher Organe ist vielmehr eine überaus einfache. Durch den in die Dicke wachsenden Zweig und durch eine sich ebenso verhaltende Nebenwurzel wird die Rinde des Organs, an dem dieselben entspringen,

Digitized by Google

auseinander gedrängt, also die Rindenspannung vermindert, was natürlich ein vermehrtes Dickenwachsthum hervorruft. Auch die Ausbreitung der Verdickungswülste ist sehr leicht zu begreifen, wenn man die anatomische Beschaffenheit der Rinde bedenkt. Es ist klar, dass ein auf die Rinde einwirkender Zug in der Richtung des Verlaufes der Bastfasern auf viel größere Strecken sich bemerklich machen muss, als in der zum Bastfaserverlauf senkrechten Richtung. Dasselbe gilt natürlich auch von der Verminderung der Rindenspannung, und damit ist die Ausbreitung der an den Ursprungsstellen seitlicher Organe auftretenden Verdickungswülste erklärt.

Aus den Dimensionsänderungen der Rinde beim Dickenwachsthum ergeben sich folgende Sätze:

1) Die Spannung eines convexen Rindenstückes wird durch das Dickenwachsthum vermehrt, diejenige eines concaven Rindenstückes wird dagegen durch dasselbe vermindert.

2) Die durch das Dickenwachsthum hervorgerufene Änderung der Rindenspannung ist ceteris paribus um so beträchtlicher, je stärker gekrümmt die Rinde ist.

Denn eine convexe Rindenoberfläche muss sich ja beim Dickenwachsthum vergrößern, eine concave dagegen verkleinern, und die durch gleichen Zuwachs hervorgerufenen Größenänderungen der Oberfläche sind um so beträchtlicher, je beträchtlicher die Krümmung der Oberfläche ist.

Nach allen Dimensionen concave Rindenstücke sind nun freilich nicht häufig, sehr oft aber findet man solche sattelförmiger Gestalt, in einer Richtung sind dieselben convex, in der darauf senkrechten aber concav. Dies ist ja auch die Gestalt der Rinde, wo dieselbe übergeht vom Stamm auf den Ast, oder von der Hauptwurzel auf die Nebenwurzel. Denken wir uns z. B. an der Ursprungsstelle eines schräg aufsteigenden Astes die Rinde in rechteckige Streifen zerschnitten, so ist es klar, dass die Gestalt derselben sehr verschieden ist. Während die Convexität aller nahezu gleich ist, finden wir die Stücke an der Unterseite des Astes am wenigsten concav, die im Winkel zwischen Ast und Stamm befindlichen sind es dagegen am meisten. Alle werden wegen ihrer Convexität durch das Dickenwachsthum gespannt, doch ist es klar, dass die Spannung derselben nicht gleich sein kann. Das Minimum der Rindenspannung muss im Astwinkel liegen, das Maximum derselben dagegen dort, wo die Rindenstücke am wenigsten concav sind, also unter der Ursprungsstelle des Astes. Bei den meisten Baumästen und ebenso bei den Wurzeln kommen hierzu freilich meist noch andere, durch die Belastung hervorgerufene Spannungen, wir müssen uns daher nach Objekten umsehen, wo diese Wirkung der Belastung minimal ist. Dies ist in völlig genügender Weise der Fall an verzweigten Ästen von am Spalier gezogenen Weinstöcken. Das Dickenwachsthum ist hier an den Insertionsstellen der Zweige sehr gesteigert. Am geringsten ist es

Digitized by Google

unterhalb des Zweiges. Im Winkel des Zweiges bilden sich dagegen dicke Holzwülste. Dem Verlauf der Bastfasern folgend, ziehen dieselben sich an den Seiten des Zweiges vorbei am Aste hinunter, und da wegen der zweizeiligen Stellung der Zweige die an den Ästen hinabwachsenden Wülste zusammentreffen, ist dadurch die eigenthümlich abgeplattete Form des Querschnittes älterer Äste vom Weinstock genügend erklärt. Entsprechend dem Verlaufe der Bastfasern dehnen sich diese Wülste weder nach der Spitze des Astes hin, noch auf den Zweig selbst über namhafte Strecken aus.

Viel stärker hervortretend ist in den meisten Fällen die Wirkung der Belastung. Indem das Gewicht des Astes ihn hinunterzieht, wird er, wie jeder gebogene Stab, auf seiner Oberseite ausgedehnt, unten dagegen zusammengedrückt, es wird also, und zwar am bedeutendsten an der Basis des Astes, die Rindenspannung der Oberseite vermehrt, diejenige der Unterseite vermindert. Oft ist die durch die Belastung hervorgerufene Ungleichheit der Rindenspannung an der Insertion der Äste viel beträchtlicher, als die durch die Form der Rindenoberfläche an dieser Stelle bedingte. Im ersten Falle entspringen die von den Ursprungsstellen der Äste herablaufenden Wülste an deren Unterseite, während sie sonst von oben über die beiden Seiten der Insertionsstelle hinablaufen («Diplonastie«, Schimper). Seitwärts ausgreifende Wurzeln verhalten sich völlig analog. Nur sind ihre Spitzen in der Erde befestigt, während der Druck auf ihre Basis wirkt. Je nach ihrer Stellung hat eine Wurzel einen mehr oder minder großen Theil vom Gewichte des ganzen Baumes zu tragen. An dem vermehrten Dickenwachsthum der Oberseite zeigt sich die Verminderung der Rindenspannung.

Man wende mir nicht ein: die Rindenspannung sei doch Querspannung und die hier in Action tretenden Kräfte wirkten in der Längsrichtung. Indem die ringsum geschlossene Rinde durch die Vergrößerung des innen liegenden Gewebes gedehnt wird, treten in derselben nach allen Richtungen des Raumes wirkende Spannkräfte auf. In der Vorstellung vereinigt man dieselben zu Resultirenden in der Längs- und Querrichtung der Rinde, und so kann man von Längs- und Querspannung sprechen. Jeder in beliebiger Richtung auf die Rinde wirkende Zug muss deren Gesammtspannung erhöhen, jedes Zusammendrücken derselben vermindert die Rindenspannung. Übrigens kann die Ansicht, dass nur Querspannung in der Rinde existirt, sich nur darauf stützen, dass abgelöste Rindenstücke bei beträchtlicher Verkürzung in der Querrichtung in der Längsrichtung keine merkliche Dimensionsänderung zeigen, was ja durchaus kein Beweis hierfür ist.

Annähernd horizontal gerichtete gerade Äste zeigen stets eine Förderung des Dickenwachsthums ihrer Unterseite, und zwar ist dieselbe meist an der Basis des Astes am bedeutendsten und nimmt von dort nach der Spitze hin allmählich ab. Natürlich darf man nur solche Äste zur Untersuchung wählen, aus denen erst in größerer Entfernung von der unter-

Digitized by Google

suchten Stelle Zweige entspringen. Die hier das ungleiche Dickenwachsthum bedingenden Änderungen der Rindenspannung sind dieselben, wie die oben für die Insertionsstellen der Äste angegebenen Wirkungen der Belastung. Die durch die Last hervorgerufene Anspannung der Oberseite und Zusammendrückung der Unterseite ist, wie leicht einzusehen, um so bedeutender, je mehr sich die Richtung des Astes der horizontalen nähert, bei nahezu vertikaler Richtung desselben ist sie am geringsten.

Einseitig belaubte, nahezu senkrecht aufsteigende Äste, oder Stämme, die am Rande eines Waldes stehen, oder die durch vorherrschende Winde bestimmter Richtung einseitig in der Entwickelung ihrer Krone gehemmt wurden, zeigen stets auf der Seite der vermehrten Belaubung ein überwiegendes Dickenwachsthum. Schon äußerlich sieht man es oft an den Runzeln der Rinde, dass sie an der Seite, nach der die einseitige Last der Krone den Stamm hinunterzieht, zusammengedrückt wird, wie man auch die vermehrte Spannung der convexen Seite dort an der glatten Oberfläche der Rinde erkennt. Hier, wo die Ungleichheit der Rindenspannung auf der Hand liegt, ist die gewöhnliche Erklärung, dass das excentrische Dickenwachsthum eine Folge der einseitigen Ernährung sei, ganz unhaltbar, und auch nur durch eine Anzahl von Hypothesen zu stützen, deren Unrichtigkeit oben dargethan wurde.

Ist die Belastung bedeutend, so wird dadurch eine merkliche Formänderung des gebogenen Astes hervorgerufen. So sieht man die älteren Äste unserer Obstbäume, durch das Gewicht des Laubes und der Früchte gebogen, immer mehr sich senken, je älter sie werden. Während die jungen Äste der Linde aufstreben, senken die älteren Äste desselben Baumes sich im Bogen zur Erde hinab. Dasselbe sieht man an den älteren Ästen von Pinus silvestris. Die jüngsten verholzten Zweige des Gipfels von Picea excelsa steigen schräg in die Höhe, weiter unten werden die Zweige horizontal und dann senken sie sich abwärts. Doch genug der Beispiele; es ist ja bekannt genug, dass jeder ältere Baum diese schöne Gestaltung seiner älteren Äste zeigt. Diese Formänderungen der Äste sind immer von doppeltem Einfluss auf das Dickenwachsthum derselben, denn erstens wird dadurch direkt die Rinde der Oberseite angespannt, die der Unterseite dagegen in der Längsrichtung zusammengedrückt, also ihre Gesammtspannung vermindert, dann aber ist an einem nach unten gebogenen krummen Aste die Rinde der Oberseite sowohl in der Längsrichtung, als auch in der Querrichtung convex, die der Unterseite dagegen in der Längsrichtung concav. Hierdurch würde schon allein, auch wenn die Wirkung der Belastung aufhörte, doch die Rindenspannung der Oberseite am größten, diejenige der Unterseite dagegen am kleinsten sein. Es ist somit selbstverständlich, warum nach unten gebogene Äste immer excentrisch gewachsen sind, und zwar ist die Förderung des Dickenwachsthums der Unterseite am beträchtlichsten an der Stelle der stärksten Krümmung.

Digitized by Google

Nicht immer findet die Krümmung bloß in einer Ebene nach unten statt, sondern sehr oft ist der krumme Ast auch nach seitwärts gebogen. So war der Kiefernast, dessen Querschnitt in Fig. 1 gezeichnet ist, auch noch ein wenig nach links gebogen. Dem entsprechend sind die Jahrringe auf der linken Seite etwas dicker, als auf der rechten.

Ist ein krummer Ast, und fast alle Baumäste sind ja krumm, nicht nach unten, sondern nach irgend einer anderen Richtung gebogen, so wirken Belastung und Form des Astes nun nicht mehr fördernd auf das Wachsthum derselben Seite. Ein sehr instruktives Beispiel dieser Art fand ich an einem Zweige von Crataegus oxyacantha. Derselbe war horizontal und machte in horizontaler Ebene eine sehr starke Krümmung seitwärts (Krümmungsradius innen 2 cm, außen 1,5 cm[1]; Länge der gekrümmten Stelle 3—4 cm). Sämmtliche Jahrringe dieses Zweiges sind excentrisch, und zwar ist der Abstand der Rindenoberfläche vom Mark auf der concaven Seite doppelt so groß als auf der convexen. Doch auch die Wirkung der Belastung ist zu erkennen. Das Mark liegt nämlich nicht genau zwischen Oberseite und Unterseite, sondern dasselbe ist etwas nach oben gerückt. Auch in diesem Falle ist die Wirkung der durch die Krümmung bedingten Ungleichheit der Rindenspannung noch in einiger Entfernung von der gekrümmten Stelle zu erkennen, an Stellen, wo der Zweig völlig gerade ist.

Ist ein Ast nach oben gebogen, ein bei unseren Laubhölzern überaus häufiger Fall, so findet man in den meisten Fällen Holz und Rinde auf der Oberseite stärker entwickelt, als auf der Unterseite. Unsere Fig. 2 giebt hiervon ein Bild. Es ist der Querschnitt eines nach oben gekrümmten Astes von Salix viminalis. Der Krümmungsradius desselben war auf der Oberseite 24 cm, auf der Unterseite 28 cm. Da der Ast beinahe senkrecht nach oben wuchs, war die Wirkung der Belastung hier sehr gering, und somit war die gezeichnete Form des Querschnittes bedingt durch die Form des Astes. Hat dagegen ein nach oben gebogener Ast bei beträchtlicher Belastung nur eine sehr geringe Krümmung, während seine Stellung nahezu horizontal ist, so zeigt sich ein vermindertes Wachsthum der Oberseite, bei stärkerer Entwickelung der Unterseite.

Das excentrische Dickenwachsthum verholzter Achsen und Wurzeln wird also immer durch folgende Einflüsse hervorgerufen:

1) Äste und Nebenwurzeln bedingen an ihrer Ursprungsstelle eine Verminderung der Rindenspannung und somit eine Vermehrung des Dickenwachsthums, die dort am beträchtlichsten ist, wo die Oberfläche des seitlich abgehenden Organs mit der des Organs, an dem es entspringt, den kleinsten Winkel bildet.

---

1) Es ist eine Folge der eigenthümlichen Wachsthumsverhältnisse gekrümmter Organe, dass die Krümmung an der Innenseite sich abflacht.

Digitized by Google

2) Jede Verminderung oder Vergrößerung der Rindenspannung macht sich in der Längsrichtung der Bastfasern auf größere Strecken hin bemerkbar.

3) Jeder eine Krümmung des Organs bedingende seitliche Druck bewirkt auf der convex werdenden Seite eine Steigerung, auf der concaven Seite eine Verminderung der Rindenspannung.

4) Convexe Oberflächen bedingen eine Vermehrung, concave Oberflächen eine Verminderung der Rindenspannung, was sich besonders auf den verschiedenen Seiten krummer Achsen und Wurzeln geltend macht.

Diese Einflüsse wirken immer zu mehreren zusammen, selten in demselben Sinne, also sich gegenseitig verstärkend, gewöhnlich das Wachsthum verschiedener Seiten fördernd, resp. hemmend, so dass es dann von den Umständen abhängt, wie der Querschnitt des betreffenden Organs sich gestaltet. Dass dies oft bei Zweigstücken, die sehr nahe bei einander liegen, sehr verschieden sein kann, zeigen unsere Figuren 3—6. Fig. 3 ist die perspektivische, verkleinerte Zeichnung der Oberseite eines unter einem Winkel von ungefähr 45° schräg nach oben aufsteigenden Astes von Acer pseudoplatanus. Die römischen Ziffern bezeichnen die Stellen, wo Querschnitte gemacht wurden, I entspricht Fig. 4, II Fig. 6 und III Fig. 5.

Andere Einflüsse, als die eben genannten, durch welche die Rindenspannung verändert und somit das Dickenwachsthum vermehrt oder vermindert würde, habe ich bei den hier in der Umgegend wildwachsenden und angepflanzten Holzgewächsen nicht auffinden können. Ich vermuthe aber, dass bei auf der Erde hinwachsenden Wurzeln und kriechenden Stämmen, z. B. bei den von Knv l. c. angeführten Stämmen von Juniperus prostrata, eine Hemmung des Dickenwachsthums der Oberseite durch die stärkere Austrocknung der äußeren Rindenschichten dieser Seite hervorgerufen wird, was aber noch genauer zu untersuchen ist. In allen anderen Fällen sind es Belastung und Form der wachsenden Organe, die das excentrische Dickenwachsthum derselben hervorrufen. Ein direkter Einfluss von Licht und Gravitation auf das cambiale Dickenwachsthum ist darnach überhaupt nicht vorhanden.

Digitized by Google

Figuren-Erklärung.

Taf. XIII.

Die in Klammern gestellten Ziffern geben den Maßstab an.

Fig. 1. Querschnitt eines stark nach unten gebogenen Astes aus der Krone eines alten Baumes von Pinus silvestris ($^2/_3$).

Die Querschnitte Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 7 sind sämmtlich die unteren Enden der abgesägten Aststücke, und sie sind mit Ausnahme von Fig. 7, die etwas seitwärts von der Mediane gelegene Stücke darstellt, in ihrer natürlichen Lage, d. h. die Oberseite nach oben, gezeichnet. Die Rinde ist durch Schraffirung vom Holz unterschieden.

» 2. Querschnitt eines nach oben gebogenen Astes von Salix viminalis. Krümmungsradius 24—28 cm ($^2/_3$).

» 3—6. Ast von Acer pseudoplatanus ($^1/_7$), derselbe war unter einem Winkel von ungefähr 45° schräg nach oben gewachsen. An den durch römische Ziffern bezeichneten Stellen desselben wurden Querschnitte gemacht: I Fig. 4 ($^2/_3$); III Fig. 5 ($^2/_3$); II Fig. 6 ($^2/_3$).

» 7. Partien aus dem Querschnitt eines 24 cm dicken Astes von Juglans regia ($^2/_3$), *a* von der Seite maximalen, *b* von der Seite minimalen Dickenwachsthums.

» 8 u. 9. Stücke von 7 *a* und *b* stärker vergrößert, um die relative Größe und Vertheilung der Gefäße zu zeigen ($^{18}/_1$).

» 10 u. 11. Die äußerste Schicht des vorletzten und das Frühlingsholz des äußersten Jahrringes der vorigen Fig. ($^{180}/_1$).

» 12 u. 13. Theile eines sehr ungleich gewachsenen Jahrringes von Vitis vinifera, Querschnitt ($^{140}/_1$). Fig. 12 äußerstes Drittel des Jahrringes an der Seite des bedeutendsten Wachsthums. Fig. 13 der ganze Jahrring an der dünnsten Stelle.

» 14 u. 15. Aus dem Querschnitt eines excentrischen Astes von Pinus silvestris ($^{270}/_1$). Der gezeichnete Jahrring war an der dicksten Stelle, deren Frühlingsholzschicht in Fig. 14 gezeichnet ist, 0,67 mm, an der dünnsten Stelle, die in Fig. 15 durch die Klammer bezeichnet ist, 0,12 mm dick.

Die Figuren 8—15 wurden mit Hülfe eines Zeichenprismas hergestellt. Die Tüpfel, Poren u. s. w. sind als für unseren Zweck unwesentlich nicht mit angegeben.

Digitized by Google

XXVIII.

II.

Stoff und Form der Pflanzenorgane.

Von

Julius Sachs.

Mit 2 Holzschnitten.

§ 7.

In meinem ersten, unter diesem Titel erschienenen Aufsatz, pag. 452 des vorliegenden Bandes, suchte ich gegenüber der herkömmlichen, rein formalen Betrachtung der Pflanzengestalt dem Gedanken Eingang zu verschaffen, dass die organischen Formen gerade so, wie die der Krystalle und alle anderen Gestaltungen in der Natur durch die Thätigkeit von Kräften hervorgerufen werden, welche von der Natur der betreffenden Materie unmittelbar abhängen. Ich habe zu diesem Zweck eine Reihe älterer und neuer Beobachtungen von mir zusammengestellt und sah mich zugleich veranlasst, auf Vöchting's Buch »Über Organbildung im Pflanzenreich« näher einzugehen, speciell desshalb, weil der Verfasser dieses Buches nach dem ganzen Tenor desselben sich als Vertreter der alten, von mir angegriffenen Vorstellungsweise zu erkennen giebt, was besonders darin hervortritt, dass derselbe neben den gewöhnlichen Kräften der Materie auch noch geheimnissvolle andere, sogenannte morphologische Kräfte (nach Francis Darwin morphological forces) in Anspruch nimmt, wie mit aller Bestimmtheit daraus hervorgeht, dass Vöchting die Differenz von Spitze und Basis der Pflanzenorgane als eine in der Pflanzensubstanz thätige Kraft oder Bewegungsursache behandelt, von der er annimmt, dass sie erblich sei.

Es stehen also zwei ganz verschiedene Auffassungen einander gegenüber und es handelt sich keineswegs bloß um eine Discussion über einzelne Erscheinungen des Pflanzenlebens, sondern um den radikalen, principiellen Gegensatz zwischen formaler Morphologie und streng naturwissenschaftlicher Auffassung des Pflanzenlebens.

Vöchting hat sich veranlasst gefunden, meine genannte Abhandlung

Digitized by Google

von seinem Standpunkt aus gerade so zu kritisiren, als ob wir beide von denselben Gesichtspunkten ausgingen, und es ist natürlich, dass auf diese Weise seine Entgegnung durchaus unzutreffend werden musste. In solchen Fällen ist es immer schwierig, durch eine Replik die Sache wieder in Ordnung zu bringen, auch würde ich es kaum für nöthig halten, die Äußerungen Vöchting's zurückzuweisen, wenn derselbe nicht wiederholt mir Ansichten unterschöbe, die einem in der Sache nicht orientirten Leser nothwendig eine ganz falsche Vorstellung von meiner wissenschaftlichen Persönlichkeit beibringen müssen. Ich wünsche nicht, dass dies so aufgefasst werde, als ob Vöchting meine Ansichten absichtlich entstellt habe, vielmehr bin ich überzeugt, dass sein Verfahren nur daraus entspringt, dass er selbst meine Ansichten völlig misverstanden und sie auf dem Boden seiner eigenen Bildung beurtheilt hat.

Zu meinem Bedauern bin ich daher genöthigt, bevor ich eine Reihe neuer Beobachtungen für meine Ansicht beibringe, noch einmal den Sinn und Zweck meiner von Vöchting gänzlich misverstandenen Abhandlung darzulegen. Dies wird am klarsten geschehen, wenn ich zeige: erstens, dass Vöchting meine Ansichten mit solchen verwechselt, die genau das Gegentheil derselben sind und die ich bekämpfe; zweitens, dass Vöchting meinen genannten Aufsatz nicht genau gelesen und einige meiner Hauptargumente vollständig übersehen hat; drittens, dass die von Vöchting neu beigebrachten Thatsachen in keiner Weise geeignet sind, meine Ansicht über Stoff und Form irgendwie zu modificiren.

Betreffs des ersten Punktes, der Verwechselung meiner Ansichten mit der von mir abgewiesenen älteren Anschauung, sei zunächst hervorgehoben, was Vöchting in der Botanischen Zeitung, 1880, pag. 609, sagt: »In einem Werke, das sich in Aller Händen befindet, entwickelte Darwin vor zwölf Jahren Vorstellungen, welche mit den jetzt von Sachs veröffentlichten in wesentlichen Punkten übereinstimmen, und die er (Darwin) unter der Bezeichnung: Provisional hypothesis of Pangenesis zusammenfasst. Es ist nicht nothwendig, hier auf das Übereinstimmende und Abweichende der beiden Anschauungen näher einzugehen. Von Bedeutung für uns ist nur, dass Darwin so weit geht, specifische Theilchen selbst für jede Zelle anzunehmen, während Sachs geneigt ist, von nur zwei Bildungsstoffen auszugehen u. s. w. — Weiter kommt hier und zwar sehr wesentlich in Betracht, dass Darwin's Gemmules sich unabhängig von äußeren Einflüssen nach allen Orten des Körpers hin bewegen, dass dagegen die spross- und wurzelbildenden Substanzen nach Sachs eine verschiedene Reaktionsfähigkeit gegen Licht und Schwere besitzen.«

Es wäre sehr schwer, irgendwo ein größere Konfusion der widerstreitendsten Ansichten als in diesen Sätzen aufzufinden. Zunächst ist die große Ungenauigkeit zu berichtigen, als ob ich, wie Vöchting sagt, nur zweierlei Substanzen oder Stoffmischungen, nämlich sprossbildende und

Digitized by Google

wurzelbildende, angenommen hätte. Pag. 455 habe ich ausdrücklich gesagt, dass es sich nicht bloß um wurzelbildende und sprossbildende Stoffe handeln könne, dass wir vielmehr eben so viele specifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind.

Nun aber zu der von Vöchting behaupteten Ähnlichkeit meiner Ansichten mit Darwin's Pangenesis: gerade gegen diese letztere ist meine Theorie von Stoff und Form gerichtet, weil sie ganz und gar auf dem Boden eines jeder Naturwissenschaft widersprechenden morphologischen und zugleich grob materialistischen Princips steht. Was sind denn Darwin's Gemmules? Bestehen sie aus Phosphor oder Kalium, oder sonst einem Element der Pflanzennahrung, sind es chemische Verbindungen der Aschenbestandtheile, sind es Pflanzenstoffe, wie Stärke, Zucker, Eiweiß? Sind die Gemmules etwa Atome, oder Moleküle, oder Nägeli'sche Micellen? Wer Darwin's Pangenesis gelesen hat, wird das gewiss abweisen. Die in der Pflanze nach allen Richtungen herumfahrenden Gemmules sind vielmehr Keime, erfunden zu dem Zwecke, die Erblichkeitstheorie begreiflich zu machen. Die provisional hypothesis von Darwin ist eine bloße Wiederaufwärmung der Einschachtelungstheorie des vorigen Jahrhunderts, auf die ich in meiner Geschichte der Botanik (pag. 436) hingewiesen habe. Nach dieser Theorie sind bekanntlich in einem Spermatozoid Adam's alle Generationen des Menschengeschlechtes vorgebildet enthalten gewesen, und wenn Darwin von seinen Gemmules nicht dasselbe behauptet, so zieht er eben einfach nicht die Konsequenz, welche er ziehen müsste. Zudem ist aber die alte Einschachtelungstheorie auch klarer, denn welchen Sinn findet man in Darwin's Satze (Das Variiren der Thiere und Pflanzen, II, pag. 471): »Eichen und Pollenkörner, der befruchtete Same oder das befruchtete Ei, eben so gut wie Knospen, enthalten eine Menge von Keimen, oder bestehen hieraus, welche von jedem einzelnen Atom des Organismus abgegeben werden.«

Dass eine solche Ansicht außerhalb jeder ernsten Naturwissenschaft liegt, wird jeder physikalisch Gebildete ohne Weiteres zugeben. Niemand kann sich daher meine Überraschung denken, als ich in Vöchting's Erwiderung las, dass meine Ansicht über die Gestaltung der Pflanzenwelt irgendwelche Ähnlichkeit mit der Pangenesis haben sollte, und Vöchting leitet diese Behauptung sogar mit den Worten ein: »Die fragliche Anschauung (nämlich die meinige über Stoff und Form) war mir seit langer Zeit wohlbekannt«, worauf die oben citirten Sätze folgen. Wer meine seit 25 Jahren erschienenen wissenschaftlichen Arbeiten auch nur halbwegs verstanden hat, wird zugeben, dass zwischen meiner gesammten Naturauffassung und der Darwin'schen Pangenesis keinerlei Ähnlichkeit besteht, dass hier vielmehr zwei principiell verschiedene Weltansichten einander gegenüberstehen. — Es ist nun in der That ein schwieriges, psychologisches

Digitized by Google

Problem, wie es Vöchting gelingen konnte, diese Verwirrung anzurichten. Ich kann nur annehmen, dass er selbst die Darwin'sche Pangenesis für richtig hält und desshalb geglaubt hat, auch ich hielte sie für richtig. Eine Stütze findet diese Vermuthung in dem Satze Vöchting's, Botan. Ztg. 1880, pag. 618: »Da nach ihr (nämlich der Pangenesis von Darwin) die Keimchen unabhängig von äußeren Kräften durch alle Theile des Körpers **diffundiren,** so ist sie mit allen Thatsachen wohl vereinbar.« Natürlich hat es gar keinen Sinn, wenn Vöchting fortfährt: »Würde man aber die Frage stellen, ob diese Hypothese beim heutigen Stand unserer naturwissenschaftlichen Erkenntnis eine nothwendige sei, so dürfte die Antwort je nach dem Standpunkt der Beurtheiler jedenfalls sehr verschieden ausfallen.«

Die angeregte Frage, wie Vöchting meine Ansicht mit der Pangenesis irgendwie in Kontakt bringen konnte, ist damit aber noch nicht gelöst. Ich glaube die Lösung aber darin zu finden, dass Vöchting den von mir gebrauchten Ausdruck: sprossbildender oder wurzelbildender Stoff eben nicht nach dem Worlaut der deutschen Sprache aufgefasst, sondern, weil ihm die Pangenesis im Kopfe lag, darunter etwas ganz anderes verstanden hat; ich bin also genöthigt, zu erklären, dass ich unter Stoff nicht Darwin'sche Keimchen, sondern das verstehe, was die Chemiker und Physiker darunter verstehen, und das ist gewiss ein großer Unterschied. Nun könnte der Leser von Vöchting's Erwiderung aber vielleicht glauben, ich hätte mich in meinem Aufsatz über Form und Stoff nicht hinreichend klar ausgedrückt; das ist jedoch bestimmt nicht der Fall, denn gleich im Eingang sagte ich: »Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einflusse ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.« Ich denke doch, dass die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls nichts mit Darwin'schen Gemmules zu thun hat, zudem habe ich pag. 456 meines Aufsatzes klar zu machen gesucht, wie ich mir die Verschiedenheit der organbildenden Stoffe denke, dass es sich nämlich dabei um Differenzen handle, etwa wie zwischen links und rechts drehenden Bergkrystallen, wie zwischen Weinsäure und Antiweinsäure u. dgl. m. Oder werden nach Vöchting's Ansicht auch diese Differenzen durch Pangenesis und Gemmules hervorgerufen?

Ich denke, diese Ausführungen werden einem auf dem Standpunkte der Naturwissenschaft stehenden Leser zur Genüge zeigen, was es auf sich hat, wenn Vöchting zwischen meiner Ansicht von der Entstehung der Pflanzenformen und der Darwin'schen Pangenesis auch nur die entfernteste Ähnlichkeit vermuthet.

Wie ganz verschieden der wissenschaftliche Horizont ist, auf welchem

Digitized by Google

Vöchting und ich uns bewegen, tritt vielleicht noch deutlicher aus dem von ihm, Botan. Ztg. pag. 610, ausgesprochenen Satze hervor: »An dem Orte, an welchem Sachs zum ersten Male seine Ansichten mitgetheilt hat, verglich er seine Substanzen mit specifischen Energien« u. s. w., und fügt hinzu, er müsse gestehen, dass er diesen Vergleich nicht ganz zutreffend erachten könne. Nun, in dem Punkte stimmen wir überein, auch ich kann diesen Vergleich nicht für zutreffend erachten, weil es nämlich Unsinn ist, Substanzen und Energien zu vergleichen, mir ist es wenigstens nicht eingefallen, so etwas zu thun. Dass Vöchting aber bei dem citirten Satze sich offenbar selbst nichts gedacht hat, zeigt sich, wenn er auf p. 611 wieder sagt: »Ganz anders die Sachs'schen Substanzen mit specifischen Energien.« Vorhin also wurden Energien mit Substanzen verglichen, und hier haften die Energien an den Substanzen.

Ich gehe nun zum zweiten Punkte über: zu der Ungenauigkeit, womit Vöchting meinen Aufsatz gelesen hat. Er beginnt seine Polemik ohne Weiteres damit, dass ich die Erblichkeit der von ihm als Spitze und Basis bezeichneten Kraft bestreite, dafür aber die von ihm beschriebenen Regenerationserscheinungen als Wirkungen der Schwere betrachte. Dadurch wird aber meine Ausführung über die Sache verschoben und die Fragestellung unklar gemacht. Es ist gar nicht wahr, dass ich die Regenerationserscheinungen an abgeschnittenen Sprossen oder auch an ganzen, umgekehrten Pflanzen ausschließlich auf die Wirkung der Schwere zurückgeführt habe, und auch Vöchting ist es nicht vollständig entgangen, dass ich noch ein ganz anderes Princip mit in Betracht gezogen habe, wie aus seiner Anführung, Botanische Zeitung pag. 613 (unten), hervorgeht, nur hat er es nicht verstanden, die ganze principielle Bedeutung dieser von ihm citirten Sätze richtig aufzufassen. — Um das, was Vöchting in seinem Buch völlig übersehen und vernachlässigt hatte, zu wissenschaftlicher Geltung zu bringen, sagte ich in meinem Aufsatz über Stoff und Form, pag. 469: »Bevor ich an der Hand von Vöchting's Werk auf die Erörterung dieser Fragen eintrete, möchte ich vorläufig noch einigen Nachdruck auf die von Vöchting kaum berührte Frage legen, warum denn an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt. Es wäre nichts gewonnen mit der Antwort, dass eben das abgeschnittene Stück sich wieder zu einer ganzen Pflanze ergänze, und dass es deshalb eine »Lebenseinheit« (Vöchting) sei, denn das ist eben nur eine andere Bezeichnung der fraglichen Thatsache. Vielmehr scheint mir die nächste Ursache derartiger Regeneration darin zu liegen, dass in dem abgeschnittenen Stück beiderlei, bereits von du Hamel angenommene Bildungssubstanzen enthalten sind, die nun an verschiedenen Orten des regenerationsfähigen Stückes Wurzeln und Knospen erzeugen. Hier drängt sich die Frage auf, warum denn diese Wurzeln und Knospen an denselben Punkten nicht

auch dann entstehen, wenn das betreffende Stengel- oder Wurzelstück oder Blatt in situ an der Pflanze und in Verbindung mit den übrigen Organen derselben bleibt. Wie kommt es, dass die bloße Abtrennung eines Stückes Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde?« Nachdem ich dabei auf Hanstein's bekannte Äußerung hingewiesen hatte, fuhr ich fort: »Wir kommen weiter mit der Annahme, dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstück (was ja nicht immer der Fall zu sein braucht) wurzelbildende und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich, wie gelöste Stoffe bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen. Dass dies nun an abgeschnittenen Stücken geschieht, während dieselben Stücke in Verbindung mit der ganzen Pflanze weder Wurzeln noch Knospen erzeugen würden, diese Thatsache lässt sich durch eine, für meinen dargelegten Standpunkt sehr nahe liegende Hypothese erklären. Ich nehme an, dass, so lange eine grünblätterige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus dem am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zufließen, während die sprossbildenden Stoffe eben so nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen.« Ich muss hier für die Leser von Vöchting's Aufsatz hinzufügen, dass ich unter Stoffen nicht, wie Vöchting glaubt, Darwin'sche Keimchen, welche von den Atomen abgegeben werden, sondern Stoffe, d. h. chemische Verbindungen im Sinne der Chemie und Physik verstehe. »Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten (und hier kommen wir zu dem wichtigsten Punkt, auf den ich den größten Nachdruck lege), so ist durch die Schnittfläche selbst ein Hindernis für die weitere Bewegung gegeben; die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind, weiter zu fließen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würde, so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen, regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamme zuzufließen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden.« —

Bei dieser Betrachtung ist nun zunächst von der Einwirkung der Schwerkraft gar keine Rede, es handelt sich eben darum, dass die betreffenden Stoffe in den Blättern durch Assimilation entstehen und dass

Digitized by Google

sie von dort aus den wachsenden Knospen und Wurzeln gleichzeitig zugeführt werden. Dies geschieht an und für sich ganz unabhängig von jeder äußeren Einwirkung (z. B. auch bei der Drehung am Klinostaten), weil es eben nicht anders sein kann. Gestützt auf die Regenerationserscheinungen jedoch an umgekehrten Stücken und ganzen Pflanzen fand ich mich veranlasst zu der Annahme, dass außer dieser Ursache der Stoffbewegung noch eine zweite modificirend eingreift, nämlich die Einwirkung der Schwere auf die ohnehin schon sich bewegenden Stoffe, und weil Vöchting selbst nachgewiesen hatte, dass an umgekehrten Stücken die Schwerkraft auf den Ort der neu entstehenden Wurzeln und Knospen einwirkt, so kam ich zu dem Schluss (mein Aufsatz pag. 474): »Wenn nun aber während der Regeneration an einem abgeschnittenen Stück der fragliche Einfluss der Schwere auf die räumliche Anordnung von Wurzeln und Knospen wirklich vorhanden ist, so wäre es denn doch sehr sonderbar, wenn derselbe Einfluss nicht schon vorher, so lange das betreffende Pflanzenstück noch ein Theil der unverletzten Pflanze war, stattgefunden hätte; ich meine, mit der Constatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die organbildenden Stoffe einwirkt.« Es handelt sich hier um einen Gedanken von ganz principieller Bedeutung, der keineswegs durch einige misverstandene Versuche an sogenannten Trauerbäumen beseitigt werden kann: wirkt die Schwere, wie Vöchting an abgeschnittenen Stücken zeigt, auf die Orte ein, wo Knospen und Wurzeln entstehen, dann thut sie es ganz gewiss auch an der unverletzten Pflanze (wenn auch, aus oben genannten Gründen, mit verändertem Resultat). Indessen pflegt sich Vöchting mit dergleichen principiellen Erwägungen nicht weiter zu belästigen, obgleich er bei jeder Gelegenheit in seiner Erwiderung betont, er habe über die von mir ventilirten Fragen schon lange vorher nachgedacht.

Nachdem mich nun Vöchting so gründlich misverstanden und sogar das Wichtigste meiner Argumente gar nicht beachtet hat, ist eine Verständigung über eine lange Reihe von ihm aufgeworfener Fragen gar nicht möglich. Solche stellt er z. B. pag. 644 (Botan. Zeit. 1880) zusammen. Es ist nicht nöthig, dieselben hier zu reproduciren; denn wenn Vöchting in diesen Fragen gewissermaßen einen Prüfstein für die Richtigkeit meiner Ansicht gefunden zu haben glaubt, so sind sie zugleich dasselbe für seine Ansicht; er mag es selbst versuchen, aus »Spitze und Basis« diese Fragen genügend zu beantworten. Vor Allem bestehe ich aber darauf, was ich schon in meinem ersten Aufsatz erwähnte: wenn Vöchting's angeerbte morphologische Kraft, die er mit Spitze und Basis bezeichnet, zu irgend etwas taugen soll, so muss er erklären, warum nicht an der Spitze abgeschnittener Blätter Knospen, an ihrer Basis Wurzeln entstehen; zu sagen, das

Digitized by Google

Blatt habe ein begrenztes Wachsthum, wie er es thut, ist eine leere Ausrede, wogegen die von mir gegebene Erklärung der Thatsachen, dass an der Basis des Blattstieles gleichzeitig Wurzeln und Knospen entstehen, meinen Anschauungen durchaus entspricht, während Vöchting von seinem Standpunkt aus diese Thatsache nicht zu erklären weiß.

Manche glauben offenbar, dass, wenn Jemand einen principiell neuen und berechtigten Gedanken ausspricht, nun auch sofort Jeder im Stande sein müsse, alle Consequenzen dieses Gedankens zu durchschauen und alle möglichen, etwa zufällig dahin gerechneten Erscheinungen zu erklären. Dieses Verlangen ist unverständig und kann nur von denen gehegt werden, die niemals selbst einen wissenschaftlich fruchtbaren Gedanken gefunden haben. Diejenigen, die bei dem bloßen Aussprechen eines neuen Gedankens glauben, alle Consequenzen desselben beherrschen zu können, mögen doch nachsehen, ob es ihnen gelingt, aus dem pythagoräischen Lehrsatz alle diejenigen Folgerungen zu ziehen, welche die Mathematiker daraus gezogen haben, sie mögen es doch versuchen, aus dem Gravitationsgesetz alle astronomischen Erscheinungen zu erklären, was sie wahrscheinlich nicht können.

Nach der gründlichen Verkennung, welche mein erster Aufsatz über Stoff und Form durch Vöchting erfahren hat, wird es nöthig sein, um das Folgende verständlich zu machen, meine Ansicht noch einmal kurz zusammenzufassen. Um zu erklären, warum Sprossknospen und Wurzeln an bestimmten Orten sowohl bei abgeschnittenen Pflanzentheilen, als auch unter Umständen bei ganzen, unverletzten Pflanzen, auftreten, sind zwei von einander ganz unabhängige Ursachen zu beachten:

Die erste dieser Ursachen liegt darin, dass die zur Organbildung nöthigen Stoffe bei assimilirenden Pflanzen aus den Assimilationsorganen, d. h. den grünen Blättern, in die Sprossachsen übergehen und dort zum Theil in die Knospen der Sprosse, zum Theil in die Wurzeln sich fortbewegen, um das Wachsthum der beiderlei Organe zu bewirken — ein Vorgang, der an und für sich mit der Wirkung der Schwere und des Lichtes gar nichts zu thun hat. Als Zusatz ist hinzuzufügen, dass aus uns unbekannten Gründen unter Umständen mit den sprossbildenden Stoffen zugleich auch wurzelbildende Substanz nach den Vegetationspunkten der Sprosse hin wandern kann, so dass unmittelbar unter den letzteren auch Wurzeln entstehen können, was, abgesehen von vielen anderen complicirten Fällen, bei manchen Baumfarnen und manchen Cactusarten stattfindet. Eben so können sprossbildende Substanzen abwärts in die Wurzeln oder in unterirdische Reservestoffbehälter überhaupt einwandern, gerade so, wie beiderlei Substanzen auch in die Samenkörner und in die Embryonen derselben eingeführt werden. Warum das so ist, ist unbekannt.

Ich komme nun auf die zweite Ursache. Da die Bewegung der in den Blättern assimilirten oder in den Reservestoffbehältern aufgehäuften plasti-

Digitized by Google

schen Stoffe immerfort dem continuirlichen Einfluss der Schwere und des Lichtes unterliegt, so muss von dem Beginn des Wachsthums an die Organisation der stoffleitenden Organe in der Weise sich gestalten, dass sie vorwiegend die wurzelbildenden Stoffe zu den Wurzeln hin, die sprossbildenden aufwärts zu den Knospen hin zu leiten im Stande sind, und wenn man abgeschnittene Stücke oder ganze Pflanzen in umgekehrte Lage versetzt, wird nothwendig diese vorher bewirkte Prädisposition als Nachwirkung auftreten müssen, während zugleich die unmittelbare Einwirkung der Schwere und des Lichtes mit einwirkt.

Es wird also bei Versuchen dieser Art zweierlei zu berücksichtigen sein: 1) die von Licht und Schwere unabhängige Tendenz der organbildenden Stoffe, aus ihren Reservestoffbehältern oder Assimilationsorganen in die Knospen oder Wurzeln einzuströmen; 2) kommt in Betracht, ob bei einer gegebenen Pflanze eine mehr oder minder große Reactionsfähigkeit der fraglichen Stoffe oder Organisationsverhältnisse gegen Schwere und Licht besteht. Ist die in der normalen Vegetation vorhandene Prädisposition eine sehr kräftige, so wird bei Umkehrung abgeschnittener Stücke oder ganzer Pflanzen die Nachwirkung derselben überwiegen und die direkte Einwirkung der äußeren Kräfte kaum wahrnehmbar sein. Dagegen lässt sich denken und soll im Folgenden thatsächlich gezeigt werden, dass die durch äußere Einflüsse bewirkte Disposition zuweilen nur eine schwache Nachwirkung bedingt, und dass bei Umkehrung abgeschnittener Pflanzentheile oder ganzer Pflanzen die unmittelbare Einwirkung äußerer Kräfte deutlich hervortritt. Man wird also verschiedenartige Pflanzen bei der Untersuchung vorfinden: einerseits solche, wo der unmittelbare äußere Einfluss von Schwere und Licht kaum zu constatiren ist, und solche, wo er ohne Weiteres bei dem Experiment hervortritt. Warum das in jedem einzelnen Fall so ist, wage ich nicht zu erklären, und fürchte ich, dass auch Vöchting nicht im Stande sein wird, durch »Spitze und Basis« eine volle und genügende Erklärung zu geben. Die betreffenden Beobachtungen an Opuntia lasse ich unten folgen.

Nach diesen Erklärungen bedarf es kaum der Erwähnung, dass die von Vöchting ins Feld geführten Versuche mit den hängenden Zweigen von Trauerbäumen in unserer Frage einfach nichts beweisen. Indem ich den pag. 595 (Botan. Ztg. 1880) von Vöchting genannten Versuch mit Fraxinus excelsior var. pendula übergehe, weil ich aus seinen Worten den wahren Sachverhalt nicht entnehmen kann, citire ich nur seine Versuche mit den hängenden Zweigen von Salix purpurea, welche er in gewohnter Weise theils aufrecht, theils verkehrt in sogenannten »Glashafen« aufgehängt hatte. Er sagt nun: »War die Schwerkraft die direkte Ursache des inneren Gegensatzes im Spross (was ja doch Niemand behauptet hat, Sachs), so musste sich dies bei den nun erfolgenden Reproductionsvorgängen zeigen. Allein es fand sich, dass diese Stücke in allen wesentlichen

Digitized by Google

Zügen sich so verhalten, wie ursprünglich vertikal aufrecht gewachsene: die morphologische Spitze und Basis waren in gleicher Weise bei jenen gekennzeichnet.« Gleich die ersten Worte des Citates: »War die Schwerkraft die direkte Ursache des inneren Gegensatzes im Spross« beruhen auf Vöchting's Misverständnis. Ich meine aber, es bedarf gar keiner Experimente im »Glashafen«, um das von ihm gefundene Resultat vorauszusehen, denn wenn seine irrthümliche Auffassung meiner Ansicht richtig wäre, dann würden an den herabhängenden Weidenzweigen, an den abwärts gerichteten Knospen ohnehin Wurzeln entstehen. Vielmehr haben wir hier eben einen Fall vor uns, wo die Einwirkung der Schwere auf den Transport wurzelbildender und sprossbildender Stoffe durch andere oben genannte Umstände verdeckt ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich betonen, dass in die Reservestoffbehälter, aus denen neue Pflanzenindividuen entstehen, jederzeit sowohl wurzelbildende wie sprossbildende Stoffe einwandern. Dies geschieht im Allgemeinen aufwärts, wenn die Reservestoffe sich in den Samenkörnern ansammeln, deren Embryonen sodann das Material zur Bildung von Wurzeln und Sprossen enthalten. Dagegen wandern beiderlei Stoffe auch abwärts in die unterirdischen Reservestoffbehälter, z. B. in die Kartoffelknollen, und ebenso in alle Rhizome und ausdauernde Wurzeln, welche als Reservestoffbehälter dienen. Es liegt ja selbstverständlich auf der Hand, dass in allen solchen Fällen, wo aus einem Pflanzentheil, speciell aus einem Reservestoffbehälter, später eine neue ganze Pflanze hervorgehen soll, sowohl wurzelbildende wie sprossbildende Substanz sich anhäufen muss. Ich habe desshalb, als ich meine Ansicht zu erläutern suchte, ausdrücklich den einen Fall hervorgehoben, wo eine in Assimilation begriffene orthotrope Pflanze weiter nichts zu thun hat, als ihre Knospen aufwärts, ihre Wurzeln unten zu entwickeln. Und dass wurzelbildende Stoffe gelegentlich aufwärts, sprossbildende abwärts wandern, hat eben so wenig Überraschendes, wie die längst bekannte Thatsache, dass manche Wurzeln negativ geotropisch und manche Sprosse positiv geotropisch sind.

§ 8.

Im Anschluss an die in meiner ersten Abhandlung über Stoff und Form beigebrachten neuen Beobachtungen will ich nun hier die Resultate einiger weiteren Experimente mittheilen, die darüber Aufschluss geben, dass bei manchen Pflanzen die unmittelbare Einwirkung einer äußeren Kraft hinreicht, die Entstehung einerseits von Wurzeln, andererseits von Knospen an bestimmten Orten hervorzurufen. Nach den vorausgehenden Erklärungen brauche ich mich nun auch nicht weiter an die Vöchting'schen Vorstellungen zu kehren, sondern verweise den Leser auf die von mir selbst aufgestellten Principien, die ja keineswegs so ohne Weiteres Alles erklären, sondern nur den richtigen Weg weiterer Forschung bezeichnen sollen.

Digitized by Google

Versuche mit Opuntia.

Der oberirdische Vegetationskörper von Opuntia Ficus indica, crassa, Rafineskeana u. a. verwandten Arten besteht bekanntlich aus flachen, länglich scheibenrunden Gliedern, welche scharf von einander abgegrenzt sind. Unter normalen Vegetationsverhältnissen entspringen neue solche Glieder vorwiegend aus dem Gipfel des jedesmal obersten Gliedes, außerdem aber auch aus den Rändern oder Kanten der Glieder, wobei die Tendenz nach oben vorherrscht; es ist leicht zu sehen, dass in der Pflanze ein Drang vorhanden ist, der das Austreten neuer Sprossungen nach den Gipfeltheilen der älteren hinlenkt und zugleich die schmalen Kanten der flachen Glieder bei der Neubildung bevorzugt; nur äußerst selten, vielleicht unter 80 oder 100 neu entstehenden Gliedern, kommt ein solches auf der flachen, breiten Seite eines älteren Gliedes zum Vorschein.

Die Tendenz, neue Sprossungen vorwiegend an den Gipfeltheilen der älteren austreten zu lassen, bietet nichts besonders Auffallendes dar, da es bei orthotropen Pflanzen der gewöhnliche Fall ist. Ich werde aber zeigen, dass es hier eine direkte Wirkung der Schwerkraft ist. Dass die neuen Sprosse ganz vorherrschend aus den schmalen Kanten der älteren Glieder entspringen, ist aber wenigstens indirekt eine nachträgliche Folge früherer Lichteinwirkung; denn so weit die Sache bis jetzt bekannt ist, entstehen die flachen, scheibenförmigen Opuntienglieder nur unter der Einwirkung des Lichts, ohne diese würden sie schmal, prismatisch oder cylindrisch bleiben.

Zu diesen Wahrnehmungen kam schon vor mehreren Jahren eine andere, die mir keinen Zweifel darüber ließ, dass die Entstehung neuer Vegetationspunkte bei den Opuntien, speciell bei O. Ficus indica, durch äußere Kräfte, Schwere oder Licht örtlich bestimmt, localisirt wird. Es war im Würzburger Garten zufällig vorgekommen, und Ähnliches habe ich in anderen Gärten gesehen, dass ein sehr großes Opuntienglied, Fig. 1 *I* (siehe umstehend), welches vom Gärtner mit seiner Basis in einen Topf gesetzt worden war und sich dort bewurzelt hatte, im ersten Jahre an seinen Kanten Seitensprosse *II* wie gewöhnlich erzeugte. Die Pflanze wurde offenbar vernachlässigt, welkte stark und das erschlaffte Glied *I* bog sich, wie die Figur zeigt, mit seinem Gipfeltheile so, dass die flachen Seiten horizontal zu liegen kamen, während die welken Seitenglieder ebenfalls schlaff herabhingen. Diese abnormen Lagen behielten die genannten Theile auch in den späteren beiden Jahren, wo die Pflanze von mir gepflegt und beobachtet wurde.

Im nächsten Jahre nun kamen vier neue Glieder aus dem primären *I* zum Vorschein, sie sind in unserer Figur sämmtlich mit *III* bezeichnet. Dabei trat nun eine sehr merkwürdige Erscheinung hervor: diese neuen Glieder *III* entsprangen keineswegs wie gewöhnlich aus den Kanten des

Digitized by Google

Muttersprosses, sondern aus der zufällig nach oben gekehrten flachen Seite, wie die Figur zeigt: einer, der links stehende, in der Figur hart am linken Rande der oberen Fläche, die drei anderen näher am rechten Rande, aber von diesem um einige Centimeter entfernt, zugleich war der negative Geotropismus dieser Glieder gegenüber dem horizontal gebogenen Mutterglied ungemein auffallend.

Im folgenden Jahre, d. h. im Sommer 1881, wuchs die Pflanze weiter und erzeugte aus dem Gliede *I* noch ein secundäres Glied, welches in der Figur mit *IV* bezeichnet ist; dieses aber stand nun genau auf der Mittellinie des Muttersprosses zwischen den vorjährig entstandenen, mehr den Seitenrändern genäherten Sprossen.

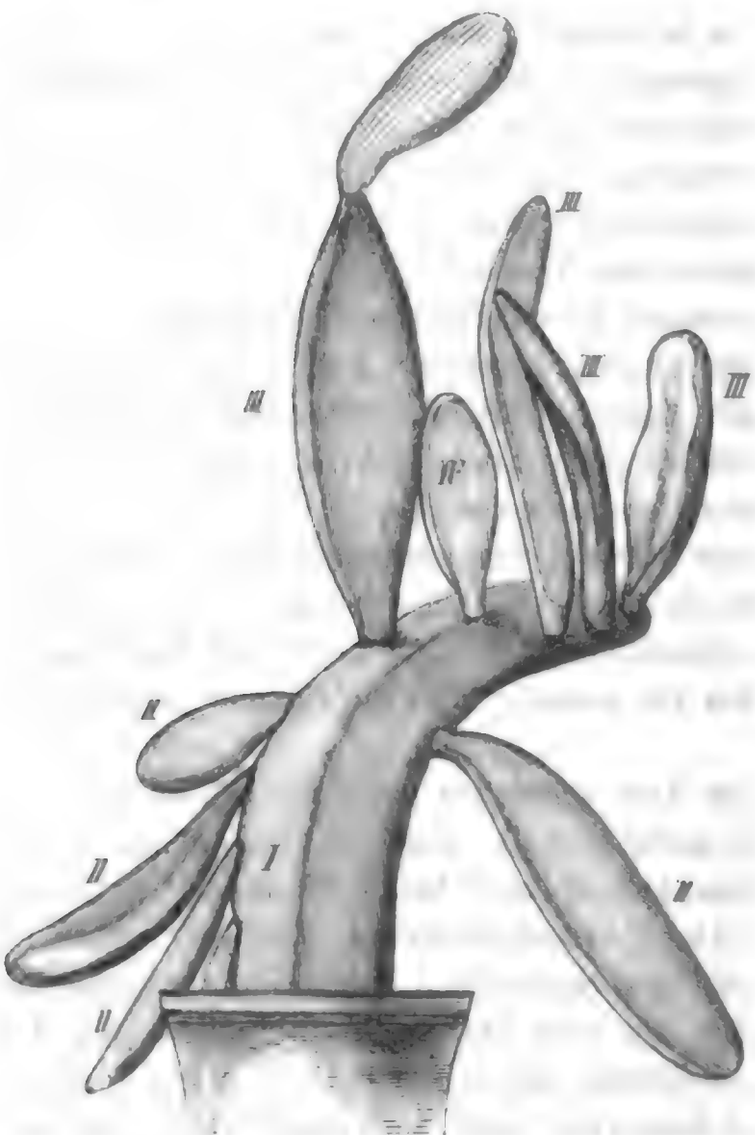


Fig. 1.

Außerdem entstand gleichzeitig aus dem in der Figur links stehenden Gliede *III* am Gipfel desselben ein neuer Spross.

Dieses Verhalten zeigt offenbar, dass der Ort, wo neue Sprossvegetationspunkte bei diesen Opuntien entstehen sollen, durch zufällige äußere Umstände bestimmt wird, es ist dabei einstweilen ganz gleichgiltig, ob es in diesem Fall die Schwere oder das Licht ist, welches die Entstehungsorte der Glieder *III* und *IV* bestimmt hat. Von besonderem Interesse ist aber noch die fortschreitende Einwirkung, die sich darin zu erkennen giebt, dass die im Jahre 1880 entstandenen Glieder *III* den Rändern des Muttersprosses noch immer genähert sind, während, nachdem der obere Theil des Muttersprosses volle 2 Jahre übergebogen lag, ein Spross *IV* genau in der Mittellinie auf der Oberseite erschien.

Vervollständigt werden diese Wahrnehmungen durch folgende weitere Beobachtung: wenn, wie es häufig geschieht, die Seitensprosse einer auf-

Digitized by Google

rechten Opuntie so gestellt sind, dass die eine schmale Kante oben, die andere unten liegt, während die beiden flachen Seiten vertikal stehen, dann entspringen ganz gewöhnlich die neuen Glieder solcher Sprosse aus der nach oben gekehrten Kante derselben.

In all' diesen Wahrnehmungen erkennt man die Tendenz, ohne Rücksicht auf die sogenannten morphologischen Verhältnisse die Entstehung der Vegetationspunkte so zu lokalisiren, dass sie nach oben, zenithwärts zum Vorschein kommen.

Ich schloss aus diesen Thatsachen, dass bei den Opuntien die durch vorausgehende Einwirkung von Schwere und Licht bewirkte innere Prädisposition nur schwach ausgebildet ist, weil die direkte Einwirkung äußerer Kräfte so energisch sich geltend macht. Daher unternahm ich im Frühjahr 1881 einige Vegetationsversuche mit Opuntien, die allerdings schon jetzt einige bemerkenswerthe Resultate geliefert haben, die ich aber eben desshalb noch weiter fortsetzen werde, da man es hier mit einem ungemein günstigen Material zu thun hat.

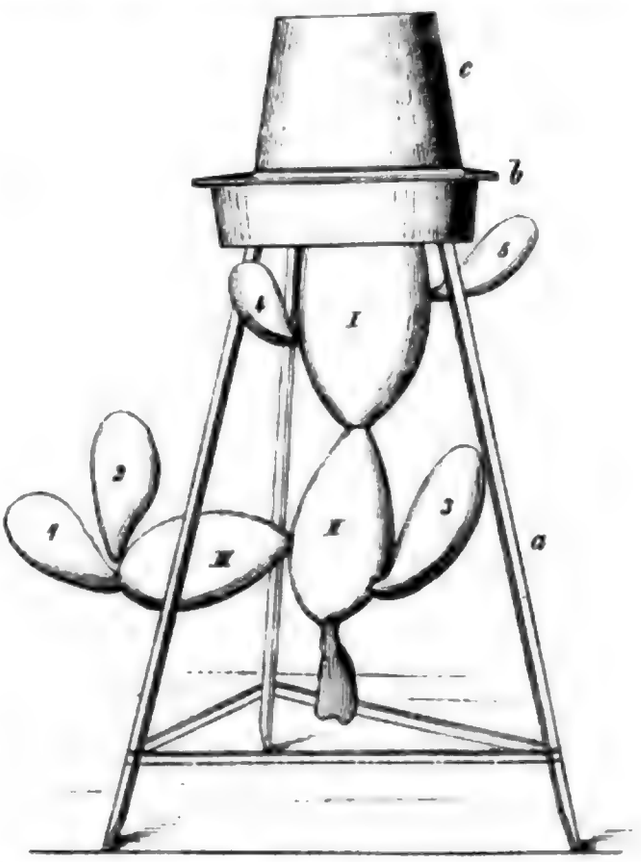


Fig. 2.

Zunächst wurde eine Opuntia crassa mit drei über einander stehenden Gliedern, welche schon seit 2 Jahren im Topf eingepflanzt war, dazu benutzt: Fig. 2 zeigt in *I* und *II* die beiden älteren Glieder dieser Pflanze. Das jüngere, in der Figur als bloßes Anhängsel erscheinende fing Mitte Juni 1881 soeben an, einen kleinen Spross auszutreiben. Dieser letztere wurde ausgebrochen und nun die ganze Pflanze umgekehrt, wie es unsere Figur zeigt, auf ein eisernes Gestell postirt, so dass der Topf *c* aufwärts gekehrt war. Eine aus zwei Hälften bestehende Metallscheibe *b* hinderte das Hinabfallen der Erde aus dem Topf. Der ganze Apparat stand an einem sonnigen Ort im Garten.

Schon nach etwa 14 Tagen, also Anfang Juli, erschienen vier neue Sprossglieder, und zwar in einer Vertheilung an den alten, wie sie bei normaler Stellung der Pflanze sicherlich nicht erschienen sein würden, nämlich, wie die Figur zeigt, zwei neue Glieder aus dem Gipfel, aber an der aufwärts gekehrten Kante des alten Gliedes *III*, eines, nämlich Nr. 3,

Digitized by Google

in einiger Entfernung aufwärts vom Gipfel des alten Gliedes *II*, und was ungemein überrascht, zwei neue Glieder *4* und *5* aus den Kanten des ältesten Gliedes *I*, aus welchem bei normaler Stellung der Pflanze sicherlich kein Austrieb stattgefunden hätte.

Unsere Fig. 2 stellt übrigens die Pflanze in einem späteren Zustand gegen Ende Juli dar, wo die neuen Glieder bereits kräftig herangewachsen waren und durch geotropische Krümmungen sich aufwärts gerichtet hatten.

Jedenfalls zeigt das Verhalten dieser umgekehrten Opuntie, verglichen mit dem gewöhnlichen Wachsthum aufrecht stehender, dass eine äußere Einwirkung, das Licht oder die Schwere oder beide zusammen, zur Lokalisirung der neuen Vegetationspunkte miteingewirkt hatte. Als Nachwirkung des früheren normalen Zustandes können wir es betrachten, dass die Sprosse *1*, *2* und *3* an den bezeichneten Orten gipfelwärts entstanden sind, dagegen ist es sicherlich eine Folge der Umkehrung, dass die Sprosse *4* und 5 so nahe an der Basis der ganzen Pflanze aus dem Gliede *I* entsprungen sind: die sprossbildende Substanz, welche bis zum Anfang des Versuches in die Glieder *II* und *III* gipfelwärts und zugleich zenithwärts sich bewegt hatte, ist nach der Umkehrung der ganzen Pflanze zum Theil wenigstens rückgängig gemacht worden, sie ist wieder zenithwärts, aber diesmal in basipetaler Richtung betreffs der alten Pflanzentheile in Bewegung gesetzt worden, um die Sprosse 4 und 5 zu erzeugen.

Da die bisher angeführten Beobachtungen gar keinen Zweifel darüber lassen, dass äußere Ursachen ganz unabhängig von den »morphological forces« die Bewegung der sprossbildenden Substanz bestimmen, so wünschte ich nun auch zu erfahren, wie es mit der wurzelbildenden Substanz in dieser Beziehung bei den Opuntien steht. Zu diesem Zweck schnitt ich am 16. Juli 1881 acht ungefähr handgroße oder größere Glieder von O. Ficus indica von älteren Pflanzen ab. Ich wählte dabei nur solche Glieder, welche an ihren Mutterpflanzen zufällig oder in Folge früheren Welkens entweder ganz senkrecht abwärts hingen, oder doch sehr schief nach unten gerichtet waren, die also in gewissem Sinne mit den abwärts hängenden Zweigen der Trauerbäume verglichen werden können, bei denen also Schwere und Licht bereits seit einem Jahre in einer Richtung eingewirkt hatten, welche der normalen aufrechter Sprossglieder entgegengesetzt war. Ob diese Vorsichtsmaßregel für meinen Versuch entscheidend oder wesentlich ist, vermag ich bis jetzt nicht zu bestimmen, jedenfalls ist das Resultat ein meinen bekannten Ansichten durchaus entsprechendes, sogar über Erwarten deutliches.

Die acht abgeschnittenen Glieder wurden in zwei Gruppen eingetheilt und, nachdem sie zwei Tage gelegen hatten, um die Wunden abtrocknen zu lassen, folgendermaßen in Töpfe mit Erde eingepflanzt.

1. Gruppe: vier Stück; die abgeschnittene Basis wird in die Erde gesetzt, wie gewöhnlich bei der Vermehrung der Opuntie, aber jede Pflanze

Digitized by Google

sammt dem Topf umgekehrt, so wie in Fig. 2 auf ein Gestell gesetzt, an einem sonnigen Ort im Garten. Am 16. September, also nach acht Wochen, wurden diese Pflanzen ausgetopft und constatirt, dass sich aus der während der Versuchszeit aufwärts gekehrten Basis jedes Opuntiengliedes ein mächtiges, hundertfältig verzweigtes Wurzelsystem in der Erde entwickelt hatte. Das würde also anscheinend ganz den Ansichten Vöchting's entsprechen; obgleich die »morphologische Basis« aufwärts gekehrt war, hatte doch sie allein Wurzeln erzeugt, und zwar gleichmäßig bei allen vier Exemplaren. Indessen ist dieser Erfolg nicht der einzige, wie die vier anderen Stücke zeigen.

Die vier Glieder der 2. Gruppe wurden in umgekehrter Lage in die Erde je eines Topfes gepflanzt, nachdem an dem Gipfel eines jeden Gliedes ein 2—3 cm langes Stück quer abgeschnitten war, um eine Wundfläche zur Förderung der Wurzelbildung herzustellen. Der Gipfeltheil jedes Gliedes befand sich also in der Erde, das Basalstück ragte frei in die Luft hinaus; diese vier Exemplare blieben nun so ohne Umkehrung stehen. Der Gipfeltheil war also abwärts gerichtet, aber durch die Erde verdunkelt und feucht gehalten; die Basis ragte aufwärts. — Als nun ebenfalls am 16. September, wie vorhin, die Pflanzen ausgetopft und untersucht wurden, fand sich, dass drei Exemplare keine Spur von Wurzeln, weder an der aufwärts gerichteten Basis, noch an dem in Erde steckenden Gipfeltheil gebildet hatten; nur das älteste, mit einer dünnen Korklamelle überzogene Glied verhielt sich anders; es hatte am Querschnitt des in Erde befindlichen Gipfels drei Wurzeln gebildet, zwei kleine, von einigen Centimetern Länge, und eine große, vielfach verzweigte Wurzel.

Dieses Resultat wäre noch immer günstig für Vöchting's Auffassung. Allein ich sagte mir, wenn die von mir angenommene Prädisposition aus früherer Zeit her besteht, so muss es Schwierigkeiten für die Pflanze haben, diese Prädisposition nach der Umkehrung durch direkte Einwirkung äußerer Kräfte zu überwinden, und dies muss sich vor Allem darin geltend machen, dass eine längere Zeit dazu gehört, die wurzelbildende Substanz innerhalb der umgekehrten Opuntienglieder aus der früheren basipetalen in die nunmehr akropetale Richtung zu bringen, und diese Ansicht hat sich bestätigt. Die untersuchten Exemplare wurden am 16. September sogleich wieder in derselben Lage in die Töpfe eingepflanzt und, als es Ende Oktober kalt wurde, an einen warmen Ort im Zimmer gestellt. Eine neue Untersuchung Ende November ergab dann, dass auch ein zweites Exemplar eine und zwar vielfältig verzweigte Wurzel gebildet hatte, die aus dem Umfang der Schnittfläche des in der Erde steckenden Gipfels kam, und eine dritte Besichtigung, Mitte Januar 1882, ergab Wurzelbildung auch an einem dritten Exemplar.

Jedenfalls beweist der Versuch, dass bei der Opuntie die wurzelbildende Substanz auch in akropetaler Richtung sich ansammeln und zum

Digitized by

Vorschein kommen kann, wenn der Gipfel Monate lang abwärts gekehrt, feucht und dunkel ist, was ja für die Wurzelbildung immer mit entscheidet, wie ich schon vor 20 Jahren gezeigt habe. Zugleich zeigt sich, dass die wurzelbildende Substanz in akropetaler Richtung, selbst wenn Schwere, Feuchtigkeit und Finsternis zusammenwirken, nur nach langer Zeit dahin gelangt, an dem abwärts gekehrten Gipfeltheil in Form von Wurzeln hervorzutreten, was meiner Ansicht nach darauf hinweist, dass für die wurzelbildende Substanz eine starke Prädisposition aus der früheren normalen Stellung der Pflanze her besteht. Letzteres wird auch dadurch bewiesen, dass bei der ersten Gruppe meiner Versuchspflanzen an der aufwärts gerichteten Basis der Glieder sehr bald und sehr kräftige Wurzeln entstanden, wobei jedoch nicht zu vergessen ist, dass auch hier Dunkelheit und Feuchtigkeit die bestehende Prädisposition noch begünstigten und dass diese drei Faktoren dem einzigen Faktor: der direkten Einwirkung der Schwere, entgegenstanden.

Jedenfalls zeigt der Verlauf des ganzen Versuches, dass »morphological forces«, wie es Francis Darwin nennt, eben so wie die Wirkung von Spitze und Basis Vöchting's nicht nur überflüssige, sondern unrichtige Annahmen sind.

Versuche mit Thladiantha dubia.

Diese interessante Cucurbitacee erzeugt an ihren sehr langen, aber sehr dünnen Wurzelfäden unterirdische Knollen von der Größe der Haselnüsse bis zu der mittelgroßer Kartoffeln. Diese Knollen sind Anschwellungen der dünnen Wurzelfäden, deren Längenwachsthum jedoch durch die Knollenbildung nicht unterbrochen wird; man findet daher im mittleren Verlauf eines 1—2 m langen Wurzelfadens 1, 2—3 knollige Anschwellungen, welche ein vierkantiges Prisma mit abgerundeten Kanten darstellen; der Querschnitt einer Knolle ist ungefähr quadratisch. — Im Herbst geht die ganze Pflanze sammt ihren Wurzelfäden zu Grunde und nur die Wurzelknollen persistiren über den Winter. Durch die Fähigkeit derselben, neue Pflanzen zu produciren, wird Thladiantha dubia auf günstigem Boden geradezu ein lästiges, kaum auszurottendes Unkraut, da die regenerationsfähigen Knollen, oft 1—2 m von der Mutterpflanze entfernt, im nächsten Frühjahr neue Pflanzen produciren. Auf diese Weise war ein beträchtliches Areal unseres Gartens von der Pflanze occupirt, und als ich im Frühjahr 1880 eine große Zahl der Wurzelknollen ausgraben ließ, fanden sich an den letzteren schon am 18. April zahlreiche Sprosse und junge, neu ausgetriebene Wurzeln. Diese Wurzeln entspringen aus allen vier flachen Seiten der Knolle; die Sprosse dagegen, welche zur genannten Zeit schon 1—2 cm lang waren, zeigen eine ganz bestimmte Orientirung, die offenbar auf eine geotropische Einwirkung schließen lässt: liegt die Knolle hori-

Digitized by Google

zontal (gewöhnlich ist sie nicht kugelig, sondern in die Länge gezogen), so entspringen sämmtliche Sprossknospen auf der nach oben, d. h. zenithwärts liegenden Seite; ist dagegen das eine Ende der Knolle aufwärts gerichtet, so entspringen sämmtliche Sprossknospen aus dem nach oben gerichteten Ende, rings um den Punkt herum, wo das akropetale Wurzelende aus der Knolle weiter gewachsen war.

Die Beobachtung zahlreicher Knollen ließ daher keinen Zweifel, dass hier ein günstiges Material für meine Untersuchung vorliege. Dabei tritt jedoch noch ein besonderes Moment hervor: die Entstehungsorte der Sprossknospen sind zwar immer zenithwärts orientirt, was offenbar durch die Schwerkraft bewirkt sein muss, außerdem aber macht sich sehr deutlich das Streben geltend, die Sprossknospen am akropetalen Ende zu erzeugen. Da nämlich die Knolle eine bloße Anschwellung des Wurzelfadens ist, so hat man an ihr ein akropetales und ein basipetales Ende zu unterscheiden. In dieser Beziehung stimmt also die Wurzelknolle von Thladiantha mit der Kartoffelknolle überein: wenn auch bei dieser letzteren die Sprossknospen allerseits entstehen, so sind doch bekanntlich die dem akropetalen Ende der Knolle genäherten die kräftigsten und zum Austreiben fähigsten, wenn auch der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite nur wenig hervortritt. Allein diese in der Förderung der akropetal gelegenen Sprosse hervortretende Ähnlichkeit zwischen den Knollen der Thladiantha und der Kartoffel widerspricht durchaus der von Vöchting aufgestellten formalen Regel, indem er pag. 86 seines genannten Werkes sagt: »Stengel und Wurzel erzeugen an ihren Spitzen (soll heißen an ihrem akropetalen Ende) das ihnen morphologisch Gleiche, an ihrer Basis das ihnen morphologisch Entgegengesetzte.« Das gilt nun freilich für die Kartoffelknolle, die bekanntlich ein angeschwollenes unterirdisches Sprossende darstellt, es gilt aber nicht für die Knolle von Thladiantha, welche die Anschwellung eines Wurzelfadens ist und doch an ihrem akropetalen Ende vorwiegend Knospen erzeugt, die also nach der Wurzelspitze hin in größerer Zahl oder allein auftreten.

Ich habe nun im Laufe der Jahre 1880 und 1881 eine größere Zahl von Vegetationsversuchen mit den Knollen von Thladiantha dubia angestellt, von denen ich hier nur einen Theil beschreiben will, da sie im Wesentlichen alle dasselbe Resultat geliefert haben. Zunächst wurden am 18. April 1880 sieben Knollen, nachdem die schon vorhandenen Triebe abgebrochen waren, so in Erde gelegt, dass diejenige Seite oder dasjenige Ende, an welchem die Knospen gesessen hatten (also die vorher aufwärts gekehrte Seite), nunmehr abwärts zu liegen kamen. Am 10. Juni waren aus 5 Töpfen kräftige Laubsprosse emporgeschossen und die ausgetopften Pflanzen ergaben Folgendes:

Eine horizontal gelegte Knolle hatte 6 Sprosse; 2 davon ganz am Vorderende, je einen nächst dem Vorderende rechts und links und 2 etwas

Digitized by Google

entfernter auf der nach unten gekehrten (früher oberen Seite); zahlreiche Wurzeln aus den Flanken von hinten bis vorn, keine aus der jetzigen Oberseite, d. h. der früheren Unterseite.

Vier andere Knollen, mit dem Vorderende abwärts in die Erde gelegt, haben nur an diesem 2—3 Triebe; diese dicht am Vorderende, welches jetzt unten liegt (früher also oben lag); sie kommen aber nicht bloß aus einer Seite, sondern rings um das Vorderende. Wurzeln aus allen 4 Flächen der Knolle, aus Hinterende, Mitte und Vorderende.

Das Resultat dieses Versuches lässt sich dahin zusammenfassen: die organbildenden Stoffe waren schon vor dem Beginn des Versuches im vorigen Herbst und Winter lokalisirt; die unmittelbare direkte Einwirkung der Schwere an den, während des Versuches umgekehrten Knollen daher verdeckt.

Der folgende Versuch bestätigt dies und zeigt zugleich, dass, wenn die Lokalisirung der neuen Sprossknospen an der Knolle von vornherein dem Einfluss der Schwere unterliegt, auch keine sogenannte morphologische Einwirkung stattfindet. Am 18. Juni 1880 wurden drei große Töpfe mit Pflanzen, die schon 30—50 cm lange Laubsprosse in der Luft entwickelt hatten, umgekehrt auf die bekannten Gestelle im Garten gesetzt und der Boden der Blumentöpfe sorgfältig zertrümmert und völlig weggenommen, wie bei Fig. 1, pag. 479. Am genannten Tage waren jedoch schon einige Knollen angelegt.

Am 25. Juli wurde zunächst ein Topf untersucht; es waren außer der Mutterknolle 5 andere vorhanden, von denen 2 noch gar keine Sprosse getrieben hatten. Die 3 anderen besaßen bereits Sprosse von einigen Millimetern bis 2 cm Länge. Eine schon vor dem Versuch gebildete Knolle hatte ihre damalige Unterseite dem Boden des Blumentopfes fest angepresst, nach Wegnahme des Topfbodens während des Versuches aber frei. Auf dieser ursprünglichen Unterseite der Knolle war keine Spur von Sprossknospen, aber auch keine auf der ursprünglichen Oberseite; nur auf der einen Flanke waren 6 paarweise gestellte Knospen entstanden; alle Seiten der Knolle hatten Wurzeln getrieben. — Eine andere, kleinere Knolle war ebenfalls schon vor dem Versuch entstanden und dem Topfboden angepresst. Sie hatte auf der ursprünglichen Oberseite, während des Versuches also abgekehrten Seite, einen kräftigen Spross, auf einer der Flanken eine Knospe, auf der ursprünglichen Unterseite, die aber während des Versuches aufwärts lag, drei kleine Knospen. — Eine weitere Knolle, offenbar jünger als die vorigen und während des Versuches entstanden, hatte eine Knospe auf einer Flanke, drei solche auf der ursprünglichen Unterseite, d. h. auf der Oberseite während des Versuches. Als Ergebnis dieser Beobachtung am 25. Juli stellt sich heraus, dass die beobachteten Knollen schon vor dem Beginn des Versuches bezüglich der Sprossbildung beeinflusst worden waren; trotzdem ist ersichtlich, dass von

Digitized by Google

12 neuen Knospen an 3 Knollen nur eine Knospe auf der ursprünglichen Oberseite der ältesten Knolle gebildet ist; 6 Knospen sind auf der ursprünglichen Unterseite, also während des Versuches auf der Oberseite entstanden, 5 Knospen an den Flanken, und zwar an diesen zenithwärts gerückt.

Am 28. September wurden die beiden anderen Exemplare ausgetopft.

Im ersten Topf fanden sich 1) eine sehr große, 12 cm lange, 5 cm dicke Knolle, die offenbar schon vor dem Beginn des Versuches vorhanden war; sie hat einen Spross am akropetalen Ende aus der Unterseite (früheren Oberseite), der 8 cm lang ist, und 2 kleine, je 1 cm lange Sprosse näher am akropetalen Ende aus der Oberseite. — 2) 10 neue Knollen von meist Haselnussgröße, eine jedoch 7 cm lang. Mehrfach kommen an meterlangen, an den Wänden des Topfes herumgewundenen, dünnen Wurzelfäden 2—3 Knollen hinter einander vor; in zwei Fällen entspringt ein 15 cm langer, kräftiger Spross auf der, während des Versuches zenithwärts gekehrten Seite der sehr dünnen Wurzel selbst, sogar in einer Entfernung von 20 cm von der Knolle. Vielfach kommen kleine Knospen einzeln aus der Zenithseite fadenförmiger Wurzeln. — Die Sprosse aus den Knollen sind sämmtlich dem akropetalen Ende derselben genähert: eine Knolle hat 3 kräftige Sprosse aus der einen Flanke dicht neben dem apicalen Ende, — eine Knolle besitzt 4 kleine und eine 6 cm lange Knospe, alle in einer Reihe geordnet, auf der zenithwärts gekehrten Seite am akropetalen Ende; — eine Knolle hat 5 Sprosse (1—4 cm lang), davon 3 aus der Oberseite, je einen aus der Flanke rechts und links; — eine Knolle, die mit dem akropetalen Ende aufwärts lag, hat 5 Sprosse, allseitig rings um das akropetale Ende geordnet; — die größte, 7 cm lange Knolle hat 2 große, 5—6 cm lange Sprosse und 2 kleinere; davon ein großer aus der Unterseite, offenbar vor dem Versuch Oberseite, die 2 kleinen jedoch aus der Zenithseite während des Versuches entstanden, ein großer Spross aus der linken Flanke.

In dem 2. Topf fanden sich am 28. September 11 Knollen von Haselnuss- bis Wallnussgröße; an 2 Wurzelfäden je 2 Knollen hinter einander. — Eine Knolle besitzt am akropetalen Ende 4 Sprosse auf der Oberseite und an dem fadenförmigen Wurzeltheil sitzt auf dessen Zenithseite eine lange Reihe von 10 kleinen Knospen. — Eine Knolle trägt am akropetalen Ende 6 Knospen bis zu 1 cm Länge auf der Zenithseite; — ebenso eine Knolle am selben Faden 4 Knospen; — eine Knolle mit 2 Gruppen von Knospen neben dem akropetalen Ende auf der Zenithseite, jede Gruppe hat 5—6 kleine Knospen; — eine Knolle mit einer Knospe auf der Zenithseite, fast in der Mitte, vom akropetalen Ende entfernt; — eine Knolle, haselnussgroß, hat 5—6 Knospen auf der Zenithseite, dem akropetalen Ende genähert, eine dieser Knospen ist über die Erde hinausgewachsen und hat 5 Laubblätter entwickelt; — 2 dicht hinter einander liegende große

Digitized by Google

Knollen, von denen die eine 4 Knospen (bis zu 5 cm Länge) auf der Zenithseite, in der Mitte ihrer Länge, besitzt, die andere, vordere Knolle hat je 3—4 Knospen (1—4 cm lang) auf der rechten und linken Flanke, neben dem akropetalen Ende, und außerdem 7 Sprosse auf ihrer Zenithseite, dicht am akropetalen Ende; 2 von diesen Sprossen sind über die Erde hinausgewachsen und haben Laubblätter erzeugt; — eine Knolle mit 10 kleinen Knospen und einer ausgewachsenen mit Laubblättern; diese alle oberhalb des akropetalen Endes aus der Zenithseite der Knolle entsprungen.

Das Resultat dieses Versuches lautet dahin: keine einzige der neu entstandenen Knollen hat eine Knospe auf der während des Versuches abwärts gekehrten Seite erzeugt; wo Knospen auf dieser Seite zu finden sind, bleibt kein Zweifel, dass sie schon vor dem Versuch auf der damaligen Oberseite angelegt waren.

Im März 1881 wurden je 2 große Knollen in 3 große Töpfe gelegt und in gewöhnlicher Lage so lange stehen gelassen, bis die Laubtriebe 8—10 cm hoch aus der Erde heraus waren. — Am 9. Mai wurden die 3 Töpfe umgekehrt auf unsere Gestelle gesetzt und die Böden der Töpfe ausgeschlagen; die erwähnten Laubsprosse mussten also abwärts wachsen, sie blieben desshalb im Laufe des Sommers bis Ende September ziemlich schwach, nur 1—1,5 m lang, blühten auch nicht.

Am 8. October untersucht, ergab sich Folgendes: von den 6 Mutterknollen haben die größten, ähnlich, wie es die Kartoffeln im Keller thun, dicht aufsitzende Brutknollen getrieben, theils auf der Zenithseite, theils seitwärts. Aus diesen und einer neu entstandenen Wurzelknolle entsprangen auf der Zenithseite zusammen 10 Knospen, alle klein, aber keine einzige auf der abwärts gekehrten Seite. — Es haben sich an den 6 Pflanzen nur 11 kleine Tochterknollen an langen Wurzelfäden gebildet; an all diesen Knollen sitzen einige kleine Knospen nur auf der Zenithseite, keine einzige auf der Unterseite.

Das Resultat dieses Versuches bestätigt also das vorjährige, und ganz allgemein ist auszusprechen, dass an den Knollen von Thladiantha dubia die Knospen ausschließlich an der während ihrer Bildung zenithwärts liegenden Seite entspringen, und dass außerdem vermöge einer inneren Disposition das akropetale Ende bei der Knospenbildung bevorzugt ist, was, wie schon erwähnt, der von Vöchting aufgestellten Regel widerspricht.

Versuche mit Dioscorea sativa und D. Japonica.

Ich habe in den Jahren 1880 und 1881 sehr zahlreiche Versuche mit den Knollen dieser Pflanzen ausgeführt. Bekanntlich sind diese Knollen langgezogen, keulenförmig, zuweilen 60—70 cm lang, an ihrem Unterende 5—6 cm dick. Erst durch meine Vegetationsversuche überzeugte ich

Digitized by Google

mich, dass diese nach unten viel dicker werdenden Knollen echte Wurzeln und zwar Hauptwurzeln sind, die aber nur in ihrer Jugend sich als solche deutlich erkennen lassen, später die Wurzelhaube verlieren und auch in ihrer anatomischen Struktur nicht mehr als Wurzeln zu erkennen sind. Im Herbst sterben die Pflanzen mit Ausnahme dieser senkrecht im Boden steckenden Knolle ab, die im nächsten Frühjahr aus ihrem dünnen Oberende neue Sprosse entwickelt und dabei von Jahr zu Jahr an Größe zunimmt und dünne Nährwurzeln austreibt.

Ich habe nun größere und kleinere derartige Knollen durch Querschnitte in 3—10 Stücke zerschnitten und diese entweder in ihrer normalen, oder in der umgekehrten Lage, oder auch horizontal in Erde gelegt. An jedem Stück entstand wenigstens Eine neue Pflanze. Das Überraschende bei der Regeneration ist in diesem Fall, dass nicht etwa, wie gewöhnlich an gewissen Stellen des Mutterstückes, Sprosse, und an anderen Stellen Wurzeln entstehen; zwar treiben die alten Stücke selbst auch neue Wurzelfäden, allein die Hauptsache ist, dass aus gewissen Punkten der alten Knollenstücke junge Pflanzen entspringen, welche sich genau so wie junge Keimpflanzen verhalten, d. h. es entwickelt sich jedesmal unterhalb eines, die Basis des Sprosses bezeichnenden Niederblattes eine von vornherein sehr kräftige Hauptwurzel, welche später zu der beschriebenen Knolle anschwillt, senkrecht abwärts wächst und, wie ich mich überzeugt habe, in hohem Grade geotropisch ist; aufwärts von dem genannten Niederblatt wächst ein Spross, der erst einige andere Niederblätter und später oberhalb der Erde kräftige Laubblätter erzeugt; mit einem Wort, das Gebilde, welches an einem alten Knollenstück entsteht, verhält sich in jeder Beziehung wie eine neue, von vornherein aus Hauptwurzel und Hauptspross bestehende Pflanze.

Was nun den Ort betrifft, wo diese junge Pflanze aus dem Knollenstück entspringt, so lässt sich nur das Eine mit Bestimmtheit sagen: niemals aus der Mitte eines Querschnittes, für gewöhnlich dicht am Rande eines solchen, oder seltener aus der Oberfläche seitlich an dem Stück. Liegt das Knollenstück horizontal, so wächst die ganze Pflanze gewöhnlich an einem untersten Punkte eines Querschnittes heraus.

Was nun aber die etwaige Einwirkung der Schwere, oder im Sinne Vöchting's der Spitze und Basis, betreffs des Ursprungsortes der neuen Pflanzen betrifft, so ist es mir trotz der großen Zahl der gemachten Versuche bis jetzt nicht gelungen, ein bestimmtes Resultat zu erzielen: die jungen, jedesmal aus Hauptwurzel und Spross bestehenden Pflanzen entspringen aus dem basalen oder akropetalen Ende oder aus der Seite eines alten Knollenstückes, ganz gleichgültig, in welche Lage man das letztere gebracht hat. Ich gebe gern zu, dass eine Statistik von vielen Hunderten oder Tausenden derartiger Regenerationen einen bestimmten Einfluss der Schwere würde erkennen lassen; jedenfalls ist derselbe aber in hohem

Digitized by Google

Grade verdeckt durch andere Umstände. Ich glaube jedoch, dem wahren Sachverhalt am nächsten zu kommen, wenn ich auf zwei hier in Betracht kommende Punkte hinweise: 1) ist die Knolle zwar ursprünglich eine Hauptwurzel, später jedoch verliert sie diesen Charakter eines bestimmten Organs und nimmt die Eigenschaft eines bloßen Reservestoffbehälters an, ähnlich wie das Endosperm eines Samens; 2) entspringen aus diesem neutralen Reservestoffbehälter nicht vereinzelte Sprosse und Wurzeln, wie sonst an abgeschnittenen Pflanzenstücken, sondern es entsteht jedesmal eine ganze, aus Hauptwurzel und Hauptspross bestehende Pflanze, ähnlich wie in einem Samen eine ganze Pflanze neben dem Endosperm sich bildet. Bei diesem Sachverhalt erscheint es nun einigermaßen erklärlich, dass an jedem beliebigen Punkt eines Knollenstückes die Regeneration stattfindet, besonders desshalb, weil hier in diesem Fall die wurzelbildende und sprossbildende Substanz nicht aus verschiedenen Punkten des regenerationsfähigen Stückes hervortreten, sondern an derselben Stelle eine Embryoanlage bilden, an welcher nunmehr erst nachträglich die Scheidung von Wurzel und Spross eintritt. Vor dieser Scheidung ist die organisationsfähige Substanz oder der primäre Vegetationspunkt ein betreffs der organbildenden Stoffe neutrales Gebilde.

§ 9.

Es handelt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse weit weniger darum, Gestaltungsvorgänge im Pflanzenreich im Einzelnen genau auf physikalisch-chemische Vorgänge zurückzuführen, als vielmehr darum, nachzuweisen, dass überhaupt zufällige, physische Eingriffe im Stande sind, vegetabilische Gestaltungsvorgänge hervorzurufen. Durch letzteres nämlich wird eo ipso bewiesen, dass die sogenannten morphologischen Processe, wie alle übrigen physischen und chemischen Vorgänge, in der Natur causal begreifbar sind, wenn wir auch gegenwärtig keineswegs die Verkettung der Ursachen im Einzelnen nachweisen können. Aber damit dieser Weg der Forschung angebahnt werde, müssen eben die alten morphologischen Vorurtheile beseitigt sein, denn was die bisherige Morphologie in Gegensatz zu der Naturwissenschaft stellte, war eben der Umstand, dass von einer causalen Begründung der fraglichen Erscheinungen überhaupt gar nicht weiter geredet wurde.

In diesem Sinne hob ich schon in dem ersten Aufsatz über Stoff und Form pag. 453 folgenden Ausspruch Hanstein's desshalb hervor, weil dieser den wahren Sinn der bisherigen (zumal von Alexander Braun und seiner Schule vertretenen) Morphologie klar ausspricht: »Das Bild des ganzen Organismus«, sagt Hanstein, »welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, wirkt schon vor und bei der Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt.« Dieser Satz steht vollkommen im

Digitized by Google

Einklang mit dem aus der platonischen Ideenlehre hervorgegangenen deutschen Idealismus früherer Jahrzehnte. — Im Grunde genommen, besagt jedoch dieser Satz im Wesentlichen ganz dasselbe, wie der oben citirte Ausspruch Darwin's: »Eichen und Pollenkörner, der befruchtete Same, oder das befruchtete Ei, eben so gut wie Knospen, enthalten eine Menge von Keimen oder bestehen hieraus, welche von jedem einzelnen Atom des Organismus abgegeben werden.« Bekanntlich läuft ja Darwin's Pangenesis darauf hinaus, dass die Keimchen die Species conserviren, sie leisten also dasselbe, wie Hanstein's Bild des ganzen Organismus, nach welchem die Bewegungen der Materie sich richten. Der Hauptunterschied beider Ansichten liegt darin, dass Hanstein's Satz auf dem Boden des theoretischen Idealismus durchaus richtig gedacht ist; dagegen steht Darwin's Pangenesis mit ihren Keimchen auf dem Boden des ganz unklaren Materialismus, wie er zu allen Zeiten populär gewesen ist, jenes Materialismus, welcher über Naturkräfte verfügt, die kein Physiker und Chemiker kennt, welcher der Materie Eigenschaften zuschreibt, wie man sie gerade zur flüchtigsten, scheinbaren Erklärung unverstandener und ungenau beobachteter Thatsachen braucht.

Sowohl dem mit der Naturwissenschaft unvereinbaren Ausspruch Hanstein's, wie dem mit jeder Wissenschaft unvereinbaren Satze Darwin's wird, wie ich glaube, dadurch am besten entgegengetreten, dass man möglichst zahlreiche und möglichst gut beobachtete Thatsachen zusammenstellt, aus denen mit Bestimmtheit folgt, dass durch irgendwelche zufällige äußere Eingriffe normale oder abnorme Gestaltungsvorgänge am Organismus hervorgerufen werden. Ich möchte in dieser Hinsicht nachträglich noch an die in meinem ersten Aufsatz nicht erwähnten, durch Aecidium elatinum verursachten Hexenbesen der Edeltanne erinnern, sowie auch an die Veränderungen, welche die Algen erleiden, wenn sie von Flechtenpilzen eingeschlossen werden. Je mannigfaltiger die Erscheinungen sind, welche den causalen Zusammenhang äußerer Eingriffe mit sogenannten morphologischen Processen, d. h. mit Gestaltungsvorgängen im Pflanzenreich, beweisen, desto besser. In diesem Sinne ist mir nun auch eine neue Publikation von Peyritsch (Zur Ätiologie der Chloranthien einiger Arabis-Arten, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XIII, pag. 1) willkommen, da er den experimentellen Beweis liefert, dass bei einer Reihe von Arabis-Arten (hirsuta, Soyeri, ciliata, alpina, pumila, Turrita) durch Blattläuse (Aphis) Blüthenvergrünungen hervorgerufen werden, also gerade diejenigen Erscheinungen, deren sich die formale, herkömmliche Morphologie besonders angenommen hat, und betreffs deren ich mich schon in meinem ersten Aufsatz § 3 geäußert habe, ohne zu ahnen, dass meine Ansichten so rasch eine empirische Bestätigung finden würden. Peyritsch fasst seine Ergebnisse pag. 12 folgendermaßen zusammen: »Die Erscheinungen, welche die Aphis auf den Arabis-Arten hervorruft, sind, wie aus den mitgetheilten Vergrünungs-

Digitized by Google

geschichten hervorgeht, verschieden je nach dem Entwickelungsgrade, in dem sich die Blüthensprosse zur Zeit der Infektion befinden, je nachdem eine größere oder geringere Anzahl von Thieren übertragen werden und je nach der Empfindlichkeit der Pflanze auf den thierischen Eingriff. Selbstverständlich ist auch die Dauer des Aufenthaltes der Thiere auf der Pflanze nicht gleichgültig. Vorausgesetzt, dass die Blüthenknospen, auf welche Thiere übertragen werden, nicht zu weit in der Entwickelung vorgeschritten sind, zeigen sich unfehlbar die ersten Erscheinungen der Vergrünung eine Woche nach geschehener Infektion und sind 8—10 Tage nach Beginn des Versuches exquisit. Wie der zuletzt geschilderte Versuch zeigt, genügen wenige, selbst nur ein Thier, um deutliche Vergrünung der Blüthen zu bewirken. Sind Blüthenknospen ziemlich weit entwickelt, d. h. dem Aufblühen nahe, andere weniger, und werden nur ein bis wenige Thiere auf sie übertragen, so bietet sich folgendes Bild dar: An der Blüthenstandachse findet ein stufenweiser Übergang von normalen Blüthen zu vergrünten statt, die Blüthenstandachse ist verlängert, die Internodien zwischen den Insertionen aufeinander folgender Blüthen nehmen nach aufwärts zu allmählich an Länge ab. Allmählicher Übergang von normalen zu vergrünten Blüthen findet statt, wenn eine größere (30—80 und mehr) Anzahl von Thieren übertragen werden, wenn selbstverständlich die Traube Blüthen von verschiedenen Entwickelungsgraden besitzt; die Blüthenstandachse ist in der Gegend der Insertion der vergrünten Blüthen augenfällig verkürzt und zugleich gekrümmt, die Internodien nehmen nach aufwärts zu, in der Gegend, wo die vergrünten Blüthen entspringen, plötzlich an Länge ab und bleiben verkürzt in dem Bereiche, wo die Blüthenstandachse vergrünte Blüthen trägt. Sind die Blüthenknospen noch sehr jugendlich, so vergrünen alle Blüthen, sind die Blüthen in der Anlage begriffen, so bilden sich, wenn in diesem Momente die Pflanze von den Thieren befallen wird, dichte Knäuel kurz gestielter, kleiner Blüthen aus, bei welchen die Petalen und insbesondere die Staubgefäße und das Pistill sehr verkleinert, öfters minimal erscheinen. In allen Fällen ist das Wachsthum der Blüthenblätter gehemmt, die Petalen entfalten sich gewöhnlich nicht in der Weise wie normale, die Platte der Blumenblätter steht in der Verlängerung des Nagels oder steht nur sehr wenig von demselben ab, die Staubgefäße sind verkürzt, die Filamente und Antheren grün, oder letztere wenigstens grünlich, sie enthalten rudimentären grünlichen Pollen, die Hemmung des Längenwachsthums zeigt sich besonders deutlich bei den Carpiden. Im normalen Zustand ist das fernere Längenwachsthum nach der Anthese von der geschehenen Befruchtung oder doch von der Bestäubung abhängig, in den vergrünten Blüthen erreichen die Schoten nach Wochen kaum die halbe Länge der normalen, reifen Schote, gewöhnlich bleiben sie noch mehr verkürzt, doch findet immerhin eine Zunahme im Längendurchmesser derselben nach der Entfaltung der vergrünten Blüthe statt, die Schoten bleiben

Digitized by Google

geschlossen, sie sind zweifächerig; die Ovula sind in ihrer Entwickelung zurückgeblieben, halb amphitrop, oder einige fast orthotrop, die Integumente nicht verblattet.«

§ 10.

Betrachtungen über die Natur der Vegetationspunkte.

Wo es sich um Organbildung im Pflanzenreich und damit zusammenhängende Fragen handelt, wird man immer wieder auf die Vegetationspunkte und die Embryonen zurückgeführt; freilich ist fast Alles, was wir darüber gegenwärtig wissen, auf dem Boden der formalen Morphologie erwachsen, während die physiologische Forschung auf diesem Gebiet noch kaum angebahnt ist. Indessen lässt sich schon jetzt eine Reihe von Thatsachen und Beziehungen zusammenstellen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, die wahre Natur der Vegetationspunkte in einem anderen Licht erscheinen zu lassen und die Forschung auf einen fruchtbareren Weg zu führen. Es handelt sich, um dies hervorzuheben, nicht etwa um Aufstellung einer neuen fertigen Theorie, sondern um rudimentäre Anfänge, aus denen sich später eine solche entwickeln kann; Hauptsache ist, dass ein Anfang gemacht wird.

Zunächst möchte ich noch einmal an das erinnern, was ich in meiner Abhandlung über die Anordnung der Zellen, pag. 103 und 104 des vorliegenden Bandes, gesagt habe. Ich wies darauf hin, dass die wesentlichste Bedeutung der Vegetationspunkte keineswegs, wie gewöhnlich gesagt wurde, darin liegt, dass sie vorwiegend das Wachsthum vermitteln, noch weniger die Orte des raschesten Wachsthums sind, ihre Bedeutung liege vielmehr darin, dass in ihnen die Anfänge der neuen Aussprossungen und der Gewebebildung zu suchen sind. Ein zweites Moment von hervorragendster Bedeutung fand ich darin, dass alle normalen Vegetationspunkte einer reich verzweigten Pflanze direkt von dem Embryo, aus dem sie sich entwickelt hat, abstammen: jeder normale Vegetationspunkt einer Wurzel oder eines Sprosses ist direkt aus einem früheren Vegetationspunkt entstanden, und verfolgt man diese Entstehung rückwärts, so gelangt man bis zum Embryo, der, anfangs selbst noch undifferenzirt, zunächst die beiden Vegetationspunkte für Wurzel und Spross liefert. »Die Vegetationspunkte«, sagte ich, »rücken von einander weg, sie stoßen einander gewissermaßen ab, indem ihre basalen Gewebetheile sich in differenzirte Gewebe verwandeln, welche lebhaft wachsen und dann Dauergewebe darstellen. Jeder Vegetationspunkt ist gewissermaßen ein Überrest des Urmeristems (des Embryos), aus welchem sich die erste Sprossanlage (und Wurzelanlage) einer Pflanze entwickelt.« Das Urmeristem oder einfach das embryonale Gewebe regenerirt sich also aus den ursprünglich entstandenen Vegetationspunkten des Embryos immer wieder durch Ernährung,

Digitized by Google

aber so, dass diese Regeneration im normalen Falle in der Art verläuft, dass aus der Substanz eines gegebenen Vegetationspunktes direkt neue Vegetationspunkte hervorgehen. Da die Substanz der Vegetationspunkte aber sich continuirlich aus dem Embryo ableitet und auch in ihrer gesammten Beschaffenheit mit dem embryonalen Gewebe zur Zeit der allerersten Entwickelung identisch ist, so können wir das Gewebe der Vegetationspunkte einfach als embryonales Gewebe bezeichnen. Die Substanz der Vegetationspunkte stimmt nicht nur bezüglich ihrer chemischen und cellulären Beschaffenheit, sondern auch darin mit der primären Substanz des Embryos überein, dass sie im Stande ist, neue Organanlagen zu erzeugen.

Ferner wies ich kurz darauf hin, dass die sogenannten adventiven Sprossungen sich dadurch auszeichnen, dass sie aus Vegetationspunkten hervorgehen, welche nicht unmittelbar aus normalen Vegetationspunkten, also auch nicht mittelbar aus dem Embryo abzuleiten sind. Es muss also in der Pflanze unter Umständen an gewissen Punkten des Dauergewebes embryonale Substanz, unabhängig von vorhandenen Vegetationspunkten, entstehen, die geeignet ist, neue Vegetationspunkte zu erzeugen. Es ist aber bekannt, dass bei ungestörtem Wachsthum der allermeisten Pflanzen nur äußerst selten eigentlich adventive Vegetationspunkte in dem eben bestimmten Sinne auftreten: viele sogenannte adventive Sprossungen werden bekanntlich in frühester Jugend ihrer Mutterorgane, wo diese selbst noch aus embryonalem Gewebe bestehen, angelegt; die Entstehung neuer adventiver Vegetationspunkte aus älterem Gewebe scheint auf einzelne Fälle beschränkt zu sein, und auch diese, z. B. die Entstehung der Knospen an den Einkerbungen der Blätter von Bryophyllum und auf den Blättern von Cardamine pratensis (Hansen) sind in so fern noch zweifelhaft, als die vorliegenden Untersuchungen keinerlei Auskunft darüber geben, ob an den betreffenden Orten nicht vielleicht Überreste embryonaler Substanz sich erhalten haben, welche aus der frühesten Jugend des betreffenden Organs abstammen und bei dem Wachsthum der übrigen Theile desselben sich in ihrer Natur als embryonale Substanz erhalten haben. Es ist also in den meisten Fällen, wo an normal vegetirenden Pflanzen adventive Vegetationspunkte an älteren Organen zum Vorschein kommen, nicht gewiss und mikroskopisch vielleicht auch nicht direkt zu entscheiden, ob sie nicht etwa doch von normalen, d. h. aus dem Embryo hergeleiteten Vegetationspunkten ihren Ursprung genommen haben. Anders scheint es dagegen in solchen Fällen zu liegen, wo an abgeschnittenen Spross- und Wurzelstücken neue Vegetationspunkte an solchen Orten zum Vorschein kommen, wo sie bei ungestörtem Wachsthum nicht entstanden wären. Es ist aber bekannt, dass keineswegs alle Pflanzen an abgeschnittenen Stücken adventive Vegetationspunkte entwickeln; in manchen Fällen geht es gar nicht, in den meisten anderen Fällen bedarf es besonders günstiger Um-

Digitized by Google

stände und gewöhnlich langer Zeit, bis in der Nähe der Schnittflächen abgeschnittener Stücke sich Vegetationspunkte von Wurzeln oder Sprossen bilden. Ich stelle mir vor, dass bei normal vegetirenden Pflanzen im älteren Gewebe, besonders in den Assimilationsorganen, diejenigen chemischen Verbindungen entstehen, welche in die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse einwandern und die embryonale Substanz derselben ernähren; wird nun ein älteres Stück von der Pflanze abgeschnitten, so können in demselben kleine Quantitäten dieser embryonalen Substanz oder der betreffenden chemischen Verbindung, welche im Begriff waren, nach den Vegetationspunkten der Wurzeln und Sprosse hin zu wandern, noch enthalten sein; an den Schnittflächen sammeln sich nun diese sehr geringen Quantitäten embryonaler Substanz und veranlassen die Entstehung neuer Vegetationspunkte.

Die nächstliegende Frage wäre nun die, um was für chemische Verbindungen es sich handelt, wenn von embryonaler Substanz die Rede ist. Ich habe in dieser Beziehung schon pag. 457 meines ersten Aufsatzes darauf hingewiesen, dass es sich nicht einfach um die mikrochemisch nachweisbaren plastischen Stoffe, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette handeln könne, dass es sich vielleicht um sehr kleine Quantitäten noch unbekannter Substanz handelt, welche erst ihrerseits jene plastischen Substanzen zur Ansammlung an bestimmten Punkten, nämlich in den Vegetationspunkten, veranlassen. Vor Allem scheint mir eines von großer Wichtigkeit: nämlich die äußerst geringe Quantität der embryonalen Substanz selbst bei großen, mächtigen Pflanzen. Der Embryo, aus welchem die ersten Blattanlagen und Wurzeln sich hervorbilden, ist bekanntlich immer von mikroskopischer Kleinheit, sein gesammtes Gewicht dürfte kaum jemals den tausendsten Theil eines Milligramms erreichen, wovon wenigstens zwei Drittel Wasser sind. Ganz ähnlich ist es aber auch mit den Vegetationspunkten einer großen, erwachsenen Pflanze. Das eigentlich embryonale Gewebe eines solchen, sein Urmeristem im engsten Sinne des Wortes, dürfte nur selten 0,01 Milligramm wiegen; bei einer Pflanze mit 100 Vegetationspunkten also wäre die Masse derselben nur 1 Milligramm, bei einem Baum mit hunderttausend Vegetationspunkten von Wurzeln und Sprossen also nur ein Gramm, während die übrige Substanz hunderte von Kilogramm beträgt.

Nun bin ich aber der Meinung, dass es sich, abgesehen von dem Wasser des embryonalen Gewebes und von den dort befindlichen Kohlehydraten und Fetten, nicht einmal, streng genommen, um das gewöhnliche Protoplasma handelt, dass vielmehr in diesem letzteren eine besonders qualificirte chemische Verbindung vorhanden sein muss, durch welche die besondere Natur der Vegetationspunkte im Gegensatz zu den älteren, schon entwickelten Organen bestimmt wird. Wenn dies nun der Fall sein sollte, dann wäre innerhalb der ohnehin schon äußerst geringen Masse aller em-

Digitized by Google

bryonalen Gewebe des Embryos, so wie der Vegetationspunkte einer großen Pflanze nur ein äußerst kleiner Bruchtheil als der eigentlich für uns in Betracht kommende Stoff anzunehmen.

Mir war in dieser Beziehung immer die allgemein bekannte Thatsache von Interesse, dass in den Vegetationspunkten die Zellkerne einen auffallend großen Raum einnehmen, die kleinen Zellen fast erfüllen und also einen erheblichen Bruchtheil der Masse des embryonalen Gewebes darstellen. Das Gewicht dieser Wahrnehmung wird nun dadurch noch vermehrt, dass wir durch Schmitz von dem Vorhandensein der Zellkerne auch in solchen Kryptogamen, wo man sie früher nicht erkannt hatte, unterrichtet sind, und dass selbst in den nicht cellulären Vegetationspunkten der Cöloblasten sehr zahlreiche Zellkerne beisammen liegen, die erst später bei dem Wachsthum aus einander rücken. Vergleicht man mit diesen Thatsachen die höchst untergeordnete Rolle, welche die Zellkerne in ausgewachsenen, großen Parenchymzellen spielen, wo ihre Masse gegenüber dem sonstigen Zellinhalt kaum in Betracht kommt, so muss die Anhäufung der Zellkernsubstanz im Gewebe der Embryonen und Vegetationspunkte um so mehr auffallen, da nur diese Theile der Pflanzen die Fähigkeit haben, neue Organe zu erzeugen. Nun haben aber ferner die neuen Untersuchungen von Flemming, Strasburger, Schmitz u. A. gezeigt, dass im Zellkern selbst ein großer Theil der Substanz im Wesentlichen die Eigenschaften des Protoplasmas besitzt; das dem Zellkern selbst Eigene, ihn vom Protoplasma Unterscheidende ist sein Gehalt an Nuclein, dessen merkwürdige Gestaltveränderungen bei der Zelltheilung von den genannten Forschern so eingehend studirt wurden. Die Bedeutung des Nucleins aber gewinnt einen weiteren Nachdruck durch die schon von Strasburger angebahnte, von Zacharias neuestens näher festgestellte Thatsache, dass es die Substanz des Zellkerns, also wohl vorwiegend die des Nucleins ist, welche bei der Befruchtung das wirksame Element darstellt.

Es wäre kaum rathsam, auf diese noch zu unbestimmten Daten hin die Behauptung wagen zu wollen, dass das Nuclein diejenige Substanz sei, welcher die befruchteten Embryonen und die daraus hervorgehenden Vegetationspunkte ihre Gestaltungsfähigkeit verdanken. Sollte sich jedoch diese oder eine ihr nahe liegende Annahme später rechtfertigen, so wird man nicht vergessen dürfen, dass während des Wachsthums und der damit verbundenen fortschreitenden Neubildung von Vegetationspunkten auch eine Vermehrung des Nucleins durch Ernährungsprocesse stattfinden muss. Hierbei bleibt es einstweilen unbestimmt, wo das Nuclein ursprünglich erzeugt wird, ob schon in den Assimilationsorganen oder aus deren Produkten anderwärts: die Regeneration an abgeschnittenen Pflanzentheilen würde jedoch darauf hinweisen, dass das Nuclein oder diejenigen chemischen Verbindungen, aus denen es schließlich entsteht, in älteren Gewebetheilen anzutreffen sind, aus welchen es nach den Vegetationspunkten hinwandert.

Digitized by Google

Dass es sich bei der Bildung neuer Vegetationspunkte, speciell auch der adventiven, gewiss nicht bloß um die Ansammlung von Eiweißstoffen, Fetten und Kohlehydraten handeln kann, schließe ich daraus, dass diese Substanzen eben doch überall im Zellgewebe vorhanden sind, und wenn es nur auf sie ankäme, könnten ja adventive Vegetationspunkte fast überall entstehen, besonders wenn man bedenkt, wie außerordentlich klein die Masse eines Vegetationspunktes ist. Es muss also wohl darauf ankommen, dass eine chemische Verbindung, welche nicht überall gleich jenen genannten Stoffgruppen in erheblicher Masse im Zellgewebe vorhanden ist, sondern eine Verbindung, welche nur in äußerst kleiner Quantität und nur unter besonders günstigen Vegetationsbedingungen sich bildet, an denjenigen Orten sich sammelt, wo Vegetationspunkte entstehen sollen. Mit ihr zugleich, oder besser: durch sie veranlasst, können dann Eiweißsubstanzen, Fette und Kohlehydrate an diesem Ort sich ansammeln und so die Masse des Vegetationspunktes bilden. Man könnte vielleicht glauben, dass Prantl's Ergebnisse an Farnprothallien (Botan. Ztg. 1881, Nr. 46 und 47) meiner Auffassung widersprechen. Prantl zeigte nämlich, dass Farnprothallien (von Osmunda regalis, Polypodium vulgare, Aspidium Filix mas, Ceratopteris), mit destillirtem Wasser oder stickstofffreier Nährstofflösung erzogen, das Gewebe ihres Vegetationspunktes in Dauergewebe umwandeln (ameristisch werden), dass aber späterer Zusatz stickstoffhaltiger Nährstofflösung die Bildung eines neuen Vegetationspunktes (Meristems) an der entsprechenden Stelle hervorruft, worauf später auch Archegonien entstehen. Offenbar ist es die Ansammlung von Protoplasma und Zellkernen an den beobachteten Stellen, welche zunächst die Konstatirung eines neuen Vegetationspunktes erlaubt, und zunächst kam dabei für Prantl das Nuclein nicht weiter in Betracht. Da nun das Nuclein nach Miescher keine eiweißartige Substanz ist, statt des Schwefels Phosphor enthält, und zwar in beträchtlicher Menge, so käme es darauf an, zu konstatiren, ob bei vollständiger sonstiger Nährstoffzufuhr, aber bei Ausschluss des Phosphors dennoch neue Vegetationspunkte und Archegonien an den Farnprothallien entstehen.

Man könnte auch Anstoß daran nehmen, dass ich einem Stoff von so äußerst geringer Quantität in der Pflanze eine so hochwichtige Bedeutung beilege. Allein einerseits führen eben die angeführten Gründe zu einer solchen Annahme, und andererseits fehlt es keineswegs an Analogien dafür, dass äußerst kleine Stoffmengen die weitgehendsten Wirkungen hervorrufen können: ich erinnere in dieser Hinsicht an die Fermente, von denen fast unwägbare Spuren fast unbegrenzte Massen anderer Stoffe zersetzen, und ferner an die Erfolge der Befruchtung. Gewiss ist doch das Quantum des Befruchtungsstoffes, der durch ein Spermatozoid oder durch einen Pollenschlauch auf die Eizelle übertragen wird, ein unbegreiflich kleines Quantum, welches nach Milliontheilen eines Milligramms rechnet, und

Digitized by Google

dennoch bestimmt dieses kleine Stoffquantum nicht nur überhaupt die Weiterentwickelung der Eizelle, sondern das gesammte spätere Wachsthum des neuen Organismus, wie mit Bestimmtheit die Bastarde zeigen, in denen vermöge jener kleinen Quantität von Befruchtungssubstanz dennoch später die väterlichen Eigenschaften deutlich hervortreten. Da nun bei den Pflanzen sämmtliche Organe aus den Vegetationspunkten hervorgehen und diese ursprünglich aus der befruchteten Eizelle entstanden sind, sich genetisch auf dieselbe zurückführen lassen, so kommen wir zu dem Schluss, dass in den Vegetationspunkten selbst sogar nach Jahren die Wirkung des in die Eizelle eingetretenen Befruchtungsstoffes noch zum Vorschein kommt.

Man könnte schließlich noch einwenden, es sei unverständlich, wie eine größere Masse von plastischen Pflanzenstoffen durch eine sehr geringe Quantität eines anderen Stoffes dazu veranlasst werden könnte, eine bestimmte organische Form anzunehmen. Diesem Einwurf gegenüber würde ich jedoch fragen: ist es denn verständlich, wie bei der Bildung der Krystalle von schwefelsaurem Natron ($Na_2SO_4 + 10H_2O$) die 180 Gewichtstheile Krystallwasser durch 142 Gewichtstheile Na_2SO_4 veranlasst werden, in die Form eines monoklinen Prismas einzutreten, obgleich doch die Krystallform des Wassers für sich allein eine hexagonale ist? Offenbar wird hier durch eine kleinere Quantität des Salzes eine größere Quantität von Wasser dazu veranlasst, eine von dem Salz abhängige Form anzunehmen.

Sollten fortgesetzte Untersuchungen nun ergeben, dass das Nuclein die ihm von mir zugeschriebene Rolle bei der Bildung der Vegetationspunkte wirklich spielt, so würde sich dann die weitere Folgerung anschließen, dass es verschiedene Arten von Nuclein geben müsse, die vielleicht chemisch nicht zu unterscheiden sind, die aber, ähnlich wie die Weinsäure und Antiweinsäure, wie rechts- und linksdrehender Zucker sich unterscheiden und gegen äußere physikalische Einflüsse verschieden reagiren.[1] Ungefähr in diesem Sinne würde sich dann das Nuclein, welches die Bildung von Wurzelvegetationspunkten einleitet, von demjenigen unterscheiden, welches bei der Anlage von Sprossvegetationspunkten den Anstoß giebt.

Würzburg, 9. Februar 1882.

---

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich hier nicht unerwähnt lassen, dass Pasteur bei Anwendung von Traubensäure zur Ernährung niederer Pilze fand, dass die rechtsdrehende Weinsäure von den Pilzen aufgenommen wird, während die linksdrehende zurückbleibt.

Digitized by Google

XXIX.

Notiz über Schlingpflanzen.

Von

Julius Sachs.

Eine Äußerung in Schwendener's neuester Publikation über das »Winden der Schlingpflanzen« (Monatsberichte der Berliner Akademie, December 1881) veranlasst mich, vorläufig auf einige Erfahrungen hinzuweisen, welche, wie ich glaube, einen beachtenswerthen Beitrag zur Biologie schlingender Sprosse liefern.

Zum besseren Anschluss an schon Bekanntes, und weil Schwendener selbst darauf Bezug nimmt, führe ich zunächst eine Stelle aus einer früheren Abhandlung von Hugo de Vries (Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, I, pag. 325) hier wörtlich an: »Freie, nach dem Aufhören des Wachsthums bleibende Schraubenwindungen werden in der Natur nicht selten beobachtet. Sehr in die Länge gezogene Windungen an kräftigen Sprossen, welche keine Stütze gefunden hatten, sah schon Mohl z. B. an Aristolochia Sipho, niedrige Windungen an krankhaften Sprossen oder an Sprossen, welche aufhörten, sich zu verlängern, beschrieb Darwin bei Akebia und Stauntonia; schöne Beispiele dazu liefern auch Menispermum und Dioscorea. Dass in diesen letzteren Fällen wirklich, wie Darwin meint, eine Verminderung des Wachsthums zur Bildung dieser eigenthümlichen Windungen Veranlassung giebt, kann man aus dem ähnlichen Verhalten abgeschnittener nutirender Sprossgipfel schließen. Solche Sprossgipfel machen unter günstigen Umständen ihre Nutationen 1—2 Tage lang in normaler Weise, obgleich langsamer als sonst, dann aber fangen sie an, sich schraubig aufzurollen, und wachsen dann so fort, bis das Wachsthum in ihnen überhaupt erlischt. Ein abgeschnittener Sprossgipfel von Quamoclit luteola bildete z. B. $2^1/_2$ freie Schraubenumgänge, deren innerer Durchmesser etwa 6 mm betrug; auch bei anderen Arten habe ich die nämliche Erscheinung mehrfach beobachtet. Ob die Erklärung, welche Darwin von diesem Einfluss der Wachsthumsverminderung giebt, die richtige ist, möchte ich vorläufig noch nicht entscheiden.«

Digitized by Google

Die betreffende Bemerkung Schwendener's, welche mir zu dieser Mittheilung Anlass giebt, findet sich l. c. pag. 1081 und lautet ebenfalls wörtlich folgendermaßen: »Hin und wieder, so z. B. nach S. 324, 325 und 339 der citirten Abhandlung, möchte man beinahe vermuthen, de Vries lasse die Windungen in bleibender Form einfach durch die Nutation zu Stande kommen, so dass andern Kräften nur noch eine nachträgliche Verengerung derselben vorbehalten bliebe. Von diesem Gesichtspunkt aus würde sich auch die Parallele erklären, welche der Autor (S. 325) zwischen den normalen Windungen um eine Stütze und den gelegentlich beim Aufhören des Wachsthums zu Stande kommenden freien Schraubenwindungen zieht. Eine solche Auffassung hätte indessen keine bessere Grundlage als die vorhin besprochene. Denn erstens entstehen durch Nutation keine bleibenden Schraubenwindungen, und zweitens sind die ohne Stütze entstandenen bleibenden Windungen als Ausnahmen zu betrachten, welche mit dem normalen Winden um eine Stütze in keinem Zusammenhang stehen.«

Seit Jahren kultivire ich in einer besonderen Abtheilung des botanischen Gartens zahlreiche Schlingpflanzen verschiedenster Art, um die Lebensweise derselben bei ganz normalem, sehr kräftigem Wuchs kennen zu lernen. Dabei fand ich nun, dass schraubenförmige Windungen von 2—4 vollen Umläufen am Gipfel frei schwebender Sprosse, welche keine Stütze erfasst hatten, eine überaus häufige Erscheinung sind: man kann jeden Tag ganze Dutzende solcher Sprosse einsammeln, und zwar zur Zeit der allerkräftigsten Vegetation, im Juni, Juli und August. Es ist so leicht, derartige Sprosse zu finden, dass ich gewöhnlich eine halbe Stunde vor meiner Vorlesung mir selbst eine Auswahl zur Demonstration zusammensuche. Besonders häufig sind sie bei Menispermum canadense und Akebia quinata. Viel häufiger, als derartige in schönen Schraubenwindungen endigende Sprosse, sind bei dem Hopfen, Phaseolus multiflorus, Ipomaea purpurea, Dioscorea batatas u. a. lange frei schwebende Sprosse, deren Achse in einer Länge von 30—40 cm nur eine gewissermaßen langgezogene S förmige Gestalt besitzt, die aber, sorgfältig angesehen, sich als eine sehr langgezogene halbe oder auch ganze Schraubenwindung zu erkennen giebt. Gewöhnlich schweben solche Sprosse, die gleich den vorigen im kräftigsten Wachsthum begriffen sind, ganz oder fast horizontal und verändern natürlich beständig durch Nutation ihre Knospenlagen. Sobald man neben ihrem Gipfel eine dünne Stange aufstellt, winden sie an derselben kräftig hinauf.

Diese Wahrnehmungen lassen keinen Zweifel darüber, dass ganz normal wachsende Sprosse von Schlingpflanzen befähigt sind, Schraubenwindungen auch ohne Berührung einer Stütze zu machen; gewöhnlich jedoch, wenn die Sprosse dabei fast horizontal schweben, gleichen sich die Schraubenwindungen wieder mehr und mehr aus.

Nicht selten findet man Sprossgipfel, welche zeitweilig auf eine Länge

Digitized by Google

von 30—35 cm gerade gestreckt sind. Schneidet man nun solche Gipfeltheile in einer Länge von 20—25 cm ab und stellt dieselben vertikal in einen Glascylinder von circa 30 cm Höhe und 3—4 cm Durchmesser, nachdem der Boden mit circa 1 cm Wasserhöhe bedeckt ist, und schließt sodann die Öffnung des Cylinders, dann wachsen diese abgeschnittenen Gipfel 4—6 Tage lang fort, verlängern sich nicht selten um 6—10 cm und, was die Hauptsache ist, bilden an ihrem oberen Theil 2—4 prächtige, regelmäßige Schraubenwindungen, die genau so aussehen, als ob sich der Spross um eine Stütze regelmäßig gewunden hätte. Der Durchmesser dieser Schraubenwindungen ist bei sehr dünnen Sprossarten 5—6 mm, bei dickeren 1—2 cm. Dabei ist leicht zu bemerken, dass gerade so, wie wenn sich die Sprosse um eine Stütze gewunden hätten, nach 2—3 Tagen die unteren Windungen steil aufwärts verlaufen, während die obersten fast horizontal liegen. Man braucht nur einen Stab von entsprechender Dicke von oben her zwischen die Windungen des Sprosses hineinzustecken, um ein vollkommenes Bild einer um einen Stab gewundenen Schlingpflanze zu haben. Ganz besonders schön tritt die ganze Erscheinung bei Ipomaea Jalappa, Menispermum canadense, Ipomaea purpurea, aber auch bei Phaseolus multiflorus ein. Füllt man den betreffenden Glascylinder mit starkem Alkohol an, so gewinnt man ein zierliches Sammlungsstück. Der angegebene Versuch gelingt so leicht und mit solcher Sicherheit, dass ich ihn seit dem Sommer 1879 bei meinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie regelmäßig zeigen kann; es ist eine der lehrreichsten Demonstrationen, die sich an Schlingpflanzen vornehmen lassen. Hauptsache ist nur, dass man nicht etwa schwächliche, sondern recht kräftige, im Moment des Abschneidens fast gerade gestreckte Sprossgipfel verwendet. Um ein etwaiges Misverständnis zu beseitigen, füge ich noch bei, dass der Durchmesser der Windungen immer viel geringer ist, als der des Cylinders, in welchem der Spross aufrecht steht, dass also die Windungen nicht etwa der Glaswand anliegen.

Ohne hier auf eine ausführliche Kritik früherer Ansichten eingehen zu wollen, möchte ich nur hervorheben, dass die von mir constatirten Thatsachen die ohnehin unbegründete und auf völliger Miskennung der obwaltenden Verhältnisse beruhende Erklärung des Windens von Charles Darwin abweisen. Und in wie weit Schwendener's Satz: »es entstehen durch Nutation keine bleibenden Schraubenwindungen, und zweitens sind die ohne Stütze entstandenen bleibenden Windungen als Ausnahmen zu betrachten, welche mit dem normalen Winden um eine Stütze in keinem Zusammenhang stehen«, mit diesen Thatsachen etwa vereinbar sein könnte, mag ebenfalls einstweilen dahin gestellt bleiben.

Übrigens möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass Schraubenwindungen von sehr vollkommener Form zuweilen als Abnormitäten an solchen Organen vorkommen, die für gewöhnlich keine Spur davon zeigen. So be-

Digitized by Google

sitze ich z. B. eine ungefähr 7 cm lange Keimwurzel von Vicia Faba, deren unteres, circa 3 cm langes Ende solche Schraubenwindungen, ungefähr $2^1/_2$ Umgänge, zeigt. Als vor einigen Jahren in den hinter dem botanischen Garten vom früheren Stadtgraben herrührenden Tümpeln von Göbel größere Quantitäten der Enteromorpha mesenterica eingesammelt wurden, fanden sich darunter zahlreiche dünne Schläuche dieser Pflanze, welche 6—10 ganz regelmäßige Schraubenwindungnn mit einem Durchmesser von 2—4 mm darstellten.

Die Angaben der Beobachter, dass die freien, nicht an einer Stütze hinauflaufenden Windungen an schwach wachsenden Sprossen oder bei dem Aufhören des Wachsthums entstehen, möchte ich nicht gerade für alle Fälle in Abrede stellen, doch zeigt schon das oben Gesagte, dass diese Beziehung keine allgemein gültige ist. Wenn aber die betreffenden Schriftsteller, zumal Darwin, in der Schwächung des Wachsthums die Ursache des freien Windens finden zu müssen glauben, so möchte ich dem zweierlei entgegenhalten: erstens, dass es nöthig wäre, zu erklären, in wie fern die Schwächung des Wachsthums freie Windungen erzeugen müsse, und zweitens glaube ich auf Grund meiner Wahrnehmungen, dass das Causalverhältnis umzukehren ist, dass nämlich nach Entstehung freier Windungen die schwebenden Sprosse desshalb langsamer wachsen und schwächlich werden, weil ihnen die Berührung mit einer Stütze fehlt, die zu ihrem Wohlbefinden nöthig ist. Ich will dafür nur eine einzige, aber oft wiederholte Erfahrung anführen: lässt man Hopfensprosse an einer Stange etwa 2 m hoch winden, dann aber den Gipfel frei schweben, so bilden sich die Blätter dieses Theiles nicht mehr aus, sie bleiben klein und der ganze schwebende Gipfel sieht kränklich aus. Stellt man nun eine 3—4 m hohe Stange daneben, welche der Gipfeltheil erfassen kann, so windet er um dieselbe, und die an den Windungen sich ausbildenden Blätter werden gross, und der ganze gewundene Sprosstheil macht den Eindruck von Kraft und Gesundheit: man hat dann also an dem 5—6 m langen Spross drei Regionen; eine basale und den Gipfel, welche, um Stützen gewunden, kräftige, große Blätter tragen, und dazwischen eine mittlere, nicht gewundene Region mit kränklichen, halb verkümmerten Blättern.

Würzburg, Januar 1882.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google